

**STRUKTUR, FUNKTION UND
SYSTEMATISCHE BEDEUTUNG
DES GYNOECIUMS BEI DEN
RUTACEAE UND SIMAROUBACEAE**

INAUGURAL - DISSERTATION

**zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
der
UNIVERSITÄT ZÜRICH**

**von
EDUARD RAMP
von Zürich und Bertschikon**

**Begutachtet von Herrn
Prof. Dr. P.K. Endress**

**Zürich 1988
ADAG Administration & Druck AG**



**STRUKTUR, FUNKTION UND
SYSTEMATISCHE BEDEUTUNG
DES GYNOECIUMS BEI DEN
RUTACEAE UND SIMAROUBACEAE**

INAUGURAL - DISSERTATION

**zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
der
UNIVERSITÄT ZÜRICH**

**von
EDUARD RAMP
von Zürich und Bertschikon**

**Begutachtet von Herrn
Prof. Dr. P.K. Endress**

**Zürich 1988
ADAG Administration & Druck AG**



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Struktur, Funktion und systematische Bedeutung des Gynoeciums bei den Rutaceae und Simaroubaceae

INHALT	Seite
1. Einleitung	3
2. Material und Methoden	4
3. Ergebnisse	
3.1. Synkarpie, Apokarpie und Lokalisierung des Compitums	7
3.2. Nachweis des Compitums mit Fluoreszenzmikroskopie	8
3.3. Gynoeciumstruktur bei der Anthese	10
3.4. Ontogenese des Gynoeciums bis zur Anthese	32
4. Diskussion	
4.1. Aspekte zur Morphologie	36
4.2. Primäre oder sekundäre Apokarpie bei Rutales?	46
4.3. Systematik und Evolution	48
4.4. Schlussbetrachtung	53
Zusammenfassung	55
Literatur	56
Legende zu den Figuren	60

Struktur, Funktion und systematische Einordnung des Systems bei den Funktionen und den Systemen

System	Funktion
1. System	1. Funktion
2. System	2. Funktion
3. System	3. Funktion
4. System	4. Funktion
5. System	5. Funktion
6. System	6. Funktion
7. System	7. Funktion
8. System	8. Funktion
9. System	9. Funktion
10. System	10. Funktion
11. System	11. Funktion
12. System	12. Funktion
13. System	13. Funktion
14. System	14. Funktion
15. System	15. Funktion
16. System	16. Funktion
17. System	17. Funktion
18. System	18. Funktion
19. System	19. Funktion
20. System	20. Funktion

1. EINLEITUNG

Die Rutaceae und Simaroubaceae sind hauptsächlich Bäume und Sträucher der Tropen und Subtropen. Sie enthalten Gattungen, welche grosse Bedeutung haben als Fruchtproduzenten (*Citrus*), als Holzlieferanten (*Zanthoxylum*, *Flindersia*, *Ailanthus*) und als Medizinalpflanzen (*Ruta*, *Dictamnus*, *Agathosma*, *Pilocarpus*, *Quassia*).

Die beiden Familien werden vor allem anhand der vielfältigen Frucht- und Gynoeceumformen systematisch gegliedert. Die häufig vorkommende Apokarpie hat in der Entstehung dieser Vielfalt eine grosse Bedeutung. Nur wenige Autoren befassten sich mit dem Gynoeceum der Rutaceae und Simaroubaceae. Lediglich einzelne Gattungen der beiden Familien, namentlich *Citrus* und therapeutisch bedeutsame, wurden zum Objekt eingehender Untersuchungen. Die bisher umfassendste Arbeit über das Gynoeceum der Rutaceae stammt von GUT (1966).

Unter den sonst synkarpen Vertretern der Sapindales (cf. CRONQUIST 1981) kommen apokarpe Formen, welche durch postgenitale Fusion der apikalen Teile ein Compitum bilden, nur bei den Rutaceae, Simaroubaceae und Staphyleaceae vor. Die apokarpen Vertreter dieser 3 Familien gehören neben apokarpen Vertretern der Malvales und Gentianales zu Gruppen aus höher entwickelten Dikotyledonen, bei welchen die Apokarpie mindestens teilweise evolutiv sekundär zu sein scheint (ENDRESS 1982, ENDRESS et al. 1983, RAMP 1987).

In dieser Arbeit werden die verschiedenen Gynoeceumformen zum Zeitpunkt der Anthese beschrieben, wobei dem Pollenschlauch - Transmissionsgewebe von der Narbe bis zu den Samenanlagen und dem Compitum besondere Aufmerksamkeit zukommen soll. Dabei werden wenn möglich Beziehungen zwischen Struktur und Funktion beleuchtet. Die Untersuchung der Ontogenese bei repräsentativen Vertretern der 2 Familien soll unter anderem Rückschlüsse auf das phylogenetische Problem der "sekundären Apokarpie" ermöglichen. Anhand der neuen Resultate und der Resultate anderer Autoren wird versucht, die systematische Stellung und Gliederung der 2 Familien zu beurteilen.

Für die Anregung und Leitung dieser Arbeit danke ich Herrn Prof. P.K. Endress. Er stellte mir freundlicherweise auch FAA-Material aus seiner Sammlung zur Verfügung. Danken möchte ich auch denen, die durch Zusendung von wertvollem Pflanzenmaterial oder mit der Erlaubnis zum Sammeln in ihren Gärten zu einem genügend grossen Querschnitt durch die 2 Familien beitrugen: H. Albrecht (Isola di Brissago), Frau B.M. Browning (Harare), R. Coveny (Sydney), Frau D. Fourie (Pretoria), Frau U. Hofmann (Göttingen), B.P.M. Hyland (Atherton), T. Jaffré (Noumea), C.U. Kramer (Zürich), T. Lawrence (Kew), M. Richardson (Canberra), J.P. Rourke (Kirstenbosch), Frau E. Sanchez (Buenos Aires), K. Schmid (Frankfurt a/M), Darwin Herbarium. Danken möchte ich auch Herrn U. Jauch für die technische Assistenz am REM, Herrn A. Zuppliger für die Assistenz bei fotografischen Aufnahmen, und Frau R. Siegrist für die Mithilfe bei Laborarbeiten.

2. MATERIAL UND METHODE

In FAA fixierte Knospen, Blüten und Früchte aus den folgenden Sammlungen wurden für diese Studie benutzt:

Rutaceae

Acronychia imperforata F. Muell., Haegi 2040, Crowdy Bay, New South Wales (Australia).

Acronychia laevis J.R.&G. Forst., Carolin & Weston 18099, Ateon, Nouvelle Calédonie.

Acronychia littoralis Hartley & Williams, Harden 81046, Broken Head, New South Wales (Australia).

Agathosma ovata (Thunb.) Pillans, Ramp 221-222, Royal Botanic Gardens, Kew (England).

Boenninghausenia albiflora (Hook.) Reichb., Endress 4534, Botanischer Garten, Zürich; Ramp 161, Botanischer Garten, Zürich.

Boronella verticillata (Panch.) Baill., Endress 6225a, Nouvelle Calédonie.

Boronia caerulea F. Muell., Hofmann 1195, South Australia.

Boronia cymosa Endl., Kramer 9804, Western Australia.

Boronia falcifolia A. Cunn., Endress 6138, Southern Queensland (Australia).

Boronia megastigma Nees, Endress 6366, Botanic Garden, Wellington (New Zealand); Ramp 225, Palmengarten, Frankfurt (BRD).

Boronia spathulata Lindl., Hofmann 1572, Western Australia.

Calodendrum capense (L.f.) Thunb., Jodrell Laboratory Collection Nr. 380-68-38001, Royal Botanic Gardens, Kew (England); Nat.Bot.Gdn.Acc. 375A, 5524, 6401, National Botanic Garden, Harare (Zimbabwe).

Choisya ternata Kunth, Ramp 001-010, Botanischer Garten Zürich und Isole di Brissago (Schweiz).

Citrus aurantium L., Ramp 131, Royal Botanic Gardens, Kew (England).

Citrus ichangensis Swingle, Ramp 086, Isole di Brissago (Schweiz).

Citrus limonia Osbeck, Ramp 081-082, Botanischer Garten, Zürich.

Citrus medica L. var. *bajoura* Bonavia, Ramp 091-093, Botanischer Garten, Zürich.

Citrus mitis (Blanco) J. Ingram & H.E. Moore, Ramp 116, Isole di Brissago (Schweiz).

Citrus paradisi Macfad., Ramp 121-123, Royal Botanic Gardens, Kew (England).

Citrus reticulata Blanco, Ramp 101-102, Botanischer Garten, Zürich.

Citrus sinensis (L.) Osbeck, Ramp 111-113, Botanischer Garten, Zürich.

Clausena lansium (Lour.) Skeels, Jodrell Laboratory Collection Nr. 000-73-12386, Royal Botanic Gardens, Kew (England).

Coleonema album Bartl. et Wendl., Ramp 051-054, Botanischer Garten, Zürich.

Coleonema pulchrum Hook., Ramp 206, Royal Botanic Gardens, Kew (England).

Correa backhousiana Hook., Ramp 211, Royal Botanic Gardens, Kew (England).

Correa pulchella Mackay (*C. speciosa* Andr. x *C. alba* Andr.), Ramp 216, Royal Botanic Gardens, Kew (England).

Crowea saligna Andr., Coveny 12466, Davidson Park Sydney, New South Wales (Australia).

Dictamnus albus L., Ramp 041-050, Botanischer Garten, Zürich.

- Eriostemon myoporoides* DC., Ramp 201, Royal Botanic Gardens, Kew (England).
- Eriostemon nodiflorus* Lindl., Hofmann 1547, Western Australia.
- Eriostemon scaber* Paxt., Endress 6145, Southern Queensland (Australia).
- Eriostemon spicatus* A.Rich., Hofmann 1307, Western Australia; Kramer 9618, Western Australia.
- Erythrochiton brasiliense* Nees et Mart., Ramp 191, 193-194, Botanischer Garten, Zürich; Ramp 192, Institut für Allgemeine Botanik der ETH, Zürich.
- Euodia daniellii* (Benn.) Hemsl., Ramp 141-145, Botanischer Garten, Zürich.
- Euodia hupehensis* Dode, Ramp 151-153, Botanischer Garten, Zürich.
- Flindersia bourjotiana* F.Muell., Hofmann 1816, Northern Queensland (Australia).
- Flindersia pubescens* F.M.Bailey, Endress 6124, Southern Queensland (Australia).
- Flindersia schottiana* F.Muell., Irvine 335 & 2223, Northern Queensland (Australia).
- Fortunella japonica* (Thunb.) Swingle, Ramp 231, Royal Botanic Gardens, Kew (England).
- Glycosmis pentaphylla* (Retz.) Correa, Hyland 7123, Northern Queensland (Australia); Darwin Herbarium DNA), s.n., s.n., Northern Territory (Australia).
- Glycosmis trifoliata* Spreng., Darwin Herbarium (DNA), s.n., s.n., Northern Territory (Australia).
- Halfordia kendack* (Montr.) Guillaumin, Harden 81314, New South Wales (Australia).
- Melicope balansae* (Baill.) Guillaumin, Endress 6305, Nouvelle Calédonie.
- Melicope stipitata* White & Francis, Endress 4218b, Northern Queensland (Australia).
- Murraya paniculata* Jack., Ramp 071-073, Botanischer Garten, Zürich.
- Phebalium bullatum* Black, Hofmann 1187, South Australia.
- Phebalium filifolium* Turcz., Hofmann 1544, Western Australia.
- Phebalium nudum* Hook., Endress 6435, New Zealand.
- Phellodendron amurense* Rupr., Ramp 241-247, Botanischer Garten, Zürich.
- Pilocarpus pennatifolius* Lem., Endress 6683, Botanischer Garten, Zürich; Ramp 171-173, Royal Botanic Gardens, Kew (England) und Botanischer Garten, Zürich.
- Poncirus hybridus* Swingle (*P. trifoliata* (L.) Rafinesque x *Citrus aurantium* L.), Ramp 136, Royal Botanic Gardens, Kew (England).
- Poncirus trifoliata* (L.) Rafinesque, Ramp 011-018, Botanischer Garten, Zürich.
- Ptelea trifoliata* L., Endress 4490, Botanischer Garten, Zürich; Ramp 061-066, Botanischer Garten, Zürich.
- Ruta chalepensis* L., Ramp 040, Cabo de Espichel (Portugal).
- Ruta graveolens* L., Ramp 031-039, Botanischer Garten Zürich und Isole di Brissago (Schweiz).
- Ruta montana* Mill., Jodrell Laboratory Collection Nr. 116-75-06234, Royal Botanic Gardens, Kew (England).
- Skimmia x foremannii* Mast. (*S. japonica* Thunb. x *S. fortunei* Mast.), Ramp 181-184, Botanischer Garten, Zürich.
- Skimmia japonica* Thunb., Endress 984, Botanischer Garten, Zürich; Ramp 175-177, Botanischer Garten, Zürich.
- Toddalia asiatica* (L.) Lam., Nat.Bot.Gdn.Acc. 1641, National Botanic Garden, Harare (Zimbabwe).

Zanthoxylum simulans Hance, Endress 599 & 5309, Botanischer Garten, Zürich; Ramp 021-025, Botanischer Garten, Zürich.

Zieria smithii Andr., Endress 6133, Southern Queensland (Australia).

Simarubaceae

Ailanthus altissima (Mill.) Swingle, Jodrell Laboratory Collection Nr. 000-69-10452 & 000-69-30609; Ramp 341-343, Royal Botanic Gardens, Kew (England); Ramp 251-258, kult., Zürich.

Alvaradoa amorphoides Liebm. var. *puberulenta* Monach., Herbarmaterial vom Herbario del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires (BA).

Castela tweedii Planch. var. *coccinea* (Griseb.) Tours., Herbarmaterial vom Herbario del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires (BA).

Guilfoylia monostylis (Benth.) F. Muell., Hyland 11402 & 12958, Queensland (Australia).

Harrisonia brownii Juss., Hyland 11552, Portland Roads, Queensland (Australia); Darwin Herbarium (DNA), s.n., s.n., Northern Territory (Australia).

Kirkia acuminata Oliver, Nat.Bot.Gdn.Acc. 3086, National Botanic Garden, Harare (Zimbabwe).

Kirkia wilmsii Engl., Mrs. D. Fourie, s.n., Botanic Garden, Pretoria (Republic of South Africa).

Picrasma quassioides (Ham.) Benn., Ramp 351, Royal Botanic Gardens, Kew (England).

Quassia amara L., Ramp 236, Royal Botanic Gardens, Kew (England).

Quassia simarouba L. W. Wright, Endress 1378, Guatemala.

Soulamea pancheri Brongn. & Gris, T. Jaffré, s.n., Nouvelle Calédonie.

Surianaceae

Suriana maritima L., Endress 6066, Nouvelle Calédonie.

Die in FAA fixierten Knospen, Blüten und Früchte wurden in Alkohol-Xylol-Serien dehydriert, in Paraplast eingebettet, mit einem Rotations-Mikrotomgerät 10 µm dick geschnitten und mit Safranin/Astrablau angefärbt. Verholztes oder gerbstoffhaltiges Material wurde zuvor in NaOH-Lösung aufgeweicht. Die Vorbereitung zum Schneiden von Herbarmaterial erfolgte durch Aufkochen und anschließende Aufweichung in KOH-Lösung. Die Zeichnungen wurden hergestellt mit Hilfe eines Mikroskops mit Zeichenam.

Für REM-Studien wurde in FAA fixiertes Material verwendet, welches zuvor nach der "critical-point"-Methode getrocknet und anschließend mit Au/Pd beschichtet wurde.

Zur Lokalisierung der Pollenschläuche im Transmissionsgewebe wurden Gynoecien von *Choisya*, *Ruta*, *Dictamnus*, *Skimmia* und *Poncirus* benutzt, die in den Botanischen Gärten von Zürich und Isola di Brissago künstlich einseitig (nur 1 Narbenlappen!) bestäubt wurden. Sie wurden 7-20 µm dick geschnitten, mit einer wässrigen Anilinblau (5-50 mg/l) - Di-Kaliumhydrogenphosphat (12 g/l) - Calcofluor (0,5-5 mg/l) - Lösung behandelt, und die Schnitte mit einem Auflicht - Fluoreszenzmikroskop untersucht.

3. ERGEBNISSE

3.1. SYNKARPIE, APOKARPIE UND LOKALISIERUNG DES COMPITUMS

Bei den Rutaceae und Simaroubaceae sind die Verwachsungsverhältnisse im Gynoecium sehr uneinheitlich. Die Karpelle sind in unterschiedlichem Masse frei oder kongenital wie auch postgenital verwachsen. Zudem verschieben sich häufig die Proportionen zwischen freien und verwachsenen Karpelteilen im Laufe der Ontogenese von der Gynoeciumanlage über die Anthese bis zur Frucht. In diesem Kapitel werden darum exemplarisch einige Gynoeciumformen der Rutaceae vorgestellt. Detailliertere Beschreibungen finden sich in Kapitel 3.3. Sowohl in den synkarpen als auch in den meisten apokarpen Gynoecien wird ein Compitum gebildet, das heisst das Pollenschlauch - Transmissionsgewebe (TMG) der einzelnen Karpelle vereinigt sich über eine mehr oder weniger lange Strecke.

Es werden bei den Rutaceae und Simaroubaceae allgemein apokarpe und synkarpe Formen unterschieden (z.B. ENGLER 1931, GUT 1966). Dabei gelten die Rutoideae, Dictyolomatoideae, Rigiostachyoideae und Simarouboidae als apokarpe, die Flindersioideae, Spathelioidae, Toddalioidae, Citroideae, Kirkioidae, Irvingioideae, Picramnioideae und Alvaradoideae als synkarpe Unterfamilien. Von den gesamthaft etwa 1700 Arten sind etwa 1200, d.h. ca. 70 %, apokarp. Bei den synkarpen Formen sind die Fruchtblätter im Ovar kongenital verwachsen, während wir in der Griffelregion kongenital und postgenital verwachsene wie auch freie Abschnitte finden. Zur Blütezeit sind kongenital und postgenital verwachsene Partien oft nicht mehr deutlich zu unterscheiden. Das Problem muss dann durch eine Untersuchung der Ontogenese abgeklärt werden (siehe Kapitel 3.4.). Bei den apokarpen Formen finden wir diese unterschiedlich verwachsenen Bereiche im Ovar, während der Griffel freie und postgenital verwachsene Abschnitte zeigt. Die nachfolgenden Beispiele zeigen verschiedene Stufen in der Abnahme des Bereiches mit kongenitaler Verwachsung der Karpelle, wobei "Abnahme" zunächst nicht in einem evolutiven Sinn gemeint ist.

a) *Poncirus trifoliata* (Fig. 19)

Die meist 7 Karpelle sind fast bis zur Griffelspitze kongenital vereint. Einen sehr kurzen Bereich mit postgenitaler Verwachsung der Karpelle finden wir nur an der Griffelspitze, wo dadurch ein Narbentrichter gebildet wird. Das TMG ist vom "halbgeschlossenen" Typ (cf. HANF 1936 und Kapitel 4.1.a), und durchzieht in je einem Strang pro Karpell den Griffel. Diese Stränge stehen nur im Bereich des Narbentrichters miteinander in Verbindung und bilden dort das Compitum. Das Gynoecium ist anakrostyl und bildet Akroalsepten (cf. HARTL 1962).

b) *Skimmia japonica* (Fig. 17)

Das Gynoecium erscheint als ganzes vereint. Frei sind nur die grossen, ausgebreiteten Narbenlappen. Die 4 Karpelle sind im Ovar kongenital verwachsen, während die Griffeläste postgenital vereint sind. Das TMG ist vom "geschlossenen" Typ und durchzieht in 4 getrennten Strängen den Griffel. Diese stehen nur ein kurzes Stück an der Narbenbasis miteinander in Verbindung und bilden dort das Compitum. Das Gynoecium ist schwach anakrostyl.

c) *Ptelea trifoliata* (Fig. 16)

Die Narbe besteht aus 2 kleinen Lappen. Das Gynoecium zeigt ansonsten bezüglich der Verwachsungsverhältnisse weitgehende Übereinstimmung mit *Skimmia*. Allerdings stehen die 2 Stränge des "geschlossenen" TMG bis zum Ovar miteinander in Verbindung, so dass die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums über eine längere Strecke besteht. Das Gynoecium ist akrostyl.

d) *Calodendrum capense* (Fig. 10)

Das Gynoecium ist bis etwa zur halben Höhe der Ovarhöhlen synkarp, d.h. bis knapp unter dem Niveau der Plazenten und Griffelansatzstellen. Der Eindruck von dominierender Apokarpie entsteht durch die 5 langgezogenen Zähne, welche durch die starke Aufwölbung des Ovars über die Griffelansatzstelle hinaus entstehen. Die Griffeläste sind auf ihrer gesamten Länge postgenital vereint, und nur im Bereich der kleinen Narbe frei. Im ganzen Gynoecium ist nirgends ein Kanal zu sehen. Die 5 Stränge des

"geschlossenen" TMG haben auf der gesamten Länge des Griffels Kontakt miteinander, so dass auch hier die Möglichkeit zur Bildung eines ausgedehnten Compitums besteht.

e) *Ruta graveolens* (Fig. 4)

Das Gynoecium hat bis etwa auf halber Höhe des Ovars, d.h. bis unterhalb der Plazenten, kongenital verwachsene Karpelle. Die Griffeläste sind unten bis etwa auf das Niveau der Ovarapices an den Karpellseitenwänden postgenital vereint und bilden im Zentrum einen Kanal. Darüber sind sie auch in der Mitte postgenital vereint und bilden so bis zur Spitze der kleinen Narbe einen kompakten Griffel. Das TMG ist vom "geschlossenen" Typ und durchzieht in 4 (oder 5) Stränge den Griffel. Diese stehen im Narbenbereich miteinander in Verbindung, so dass dort die Möglichkeit zur Bildung eines kurzen Compitums besteht. Das Gynoecium ist anakrostyl.

f) *Eriostemon myoporoides* (Fig. 9)

Das Gynoecium ist apokarp, wobei die Fruchtblätter im Ovar bis oberhalb des Niveaus der Ovarhöhlenböden kongenital vereint, und darüber frei sind. Die Griffeläste sind oberhalb des Niveaus der Ovarhöhlenapices postgenital verwachsen. Die 5 Stränge des "geschlossenen" TMG stehen in diesem ganzen Bereich miteinander in Verbindung und haben hier die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums. Das Gynoecium ist anakrostyl und bildet 5 grosse Fruchtknotenkapuzen, zwischen welche der Griffel eingesenkt erscheint und nur die kopfförmige Narbe oben herausragen lässt.

g) *Choisya ternata* (Fig. 3)

Das Gynoecium ist apokarp, und eine kurze Zone mit kongenital verwachsenen Karpellen findet sich nur bis auf das Niveau der Ovarhöhlenböden. Darüber sind im Ovar die Karpelle frei. Die Griffeläste sind unten etwa auf der halben Länge frei. Darüber sind die Karpellseitenwände zunehmend postgenital vereint und bilden einen nach oben enger werdenden Kanal, und schliesslich an der Narbenbasis einen engen Spalt. Zuerst sind dann die grossen Narbenlappen wieder frei. Die 5 Stränge des "geschlossenen" TMG treten nur an der Narbenbasis miteinander in Verbindung und haben dort die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums. Das Gynoecium ist anakrostyl.

h) *Zanthoxylum simulans* (Fig. 1)

Das Gynoecium ist apokarp, wobei die 2, 3 oder 4 Karpelle getrennt auf je einem Gynophor sitzen. Sie sind auf ihrer ganzen Länge frei und weisen keine kongenital oder postgenital verwachsene Bereiche auf. Somit können die verschiedenen Stränge des "geschlossenen" TMG nirgends miteinander in Verbindung treten und darum auch kein Compitum bilden. Das Gynoecium ist akrostyl.

3.2. NACHWEIS DES COMPITUMS MIT FLUORESZENZMIKROSKOPIE

In Querschnitten durch ein Gynoecium ist das TMG je nach Region unterschiedlich gut erkennbar. Keine Schwierigkeit bildet seine Abgrenzung im Griffel, und bei den Citroideae auch im Ovar. Bei den Rutoidae, Toddaloideae und Simaroubaceae ergeben sich an der Griffelbasis und im Ovar, wo das TMG die Plazenta bedeckt und den Ventralspalt säumt, Abgrenzungsschwierigkeiten zum übrigen Gewebe, insbesondere auch zur noch undifferenzierten, kleinzelligen Auskleidung der Ovarhöhlen. Das Verfolgen der Pollenschläuche erlaubt direkte Rückschlüsse auf die Lage des TMG. Auch die Frage der vertikalen Ausdehnung und der Funktion eines Compitums kann nur durch direkte Beobachtung der Pollenschläuche beantwortet werden.

Für den Nachweis von Pollenschläuchen in den entsprechenden Abschnitten können Quetschpräparate oder Schnittserien hergestellt werden. Nach entsprechender Färbung fluoreszieren die callosehaltigen Pollenschlauchwände stärker als das umliegende Gewebe. Für die Beschreibung des Verfahrens wird auf JENNY (1985) verwiesen. Für unsere Untersuchungen nicht geeignet ist die Quetschmethode, weil damit die Lage der Pollenschläuche im Gewebe nicht genau festgestellt werden kann. Auch nicht geeignet sind Längsschnitte, da die Pollenschläuche nicht geradlinig durch das TMG wachsen. Es wurden deshalb nach der üblichen Paraplast-Methode hergestellte Querschnittserien untersucht. Voraussetzung ist, dass die Narbe vor der Untersuchung einseitig bestäubt wird. Dies wurde in den Botanischen Gärten von Zürich und der Isole di Brissago an Gynoecien von *Choisya ternata*, *Ruta*

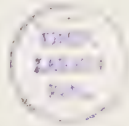
graveolens, *Dictamnus albus*, *Skimmia japonica* und *Poncirus trifoliata* vorgenommen. Pollenschläuche konnten bei den fluoreszenzmikroskopischen Untersuchungen aber nur bei *Skimmia japonica* und *Poncirus trifoliata* bis in den Bereich des Comptiums nachgewiesen werden.

Der Verlauf der Pollenschläuche von der Narbe bis zu den SA wird am Beispiel von *Skimmia japonica* beschrieben, also bei einer Art mit synkarper Ovar und apokarper Griffel mit postgenitaler Fusion der Griffeläste. Die in unterschiedlichen Farbtönen fluoreszierenden Objekte sind nur in Farb reproduktionen deutlich unterscheidbar (Fig. 161). Die Gynoecien konnten leicht einseitig bestäubt werden, da die Narbe gross ist und die 4 Narbenlappen mit der Handlupe gut auseinandergehalten werden können. Es wurde nur einer von ihnen bestäubt (Fig. 161a). Unterhalb der Narbe, wo die postgenitale Fusion der Karpelle beginnt, kann beobachtet werden, wie Pollenschläuche aus dem einen Karpell (Fig. 161b) in die Nachbarkarpelle wachsen (Fig. 161c,d). Sie verteilen sich demnach an jenen Stellen gleichmässig auf die Karpelle, in denen sich deren TMG-Bereiche berühren, hier also auf einer kurzen Strecke im Bereich der Griffelspitze. Daneben erfolgt an der Griffelspitze auch eine starke Reduktion in der Anzahl der Pollenschläuche. Durch den Griffel wächst schliesslich in jedem Karpell nur noch je 1 Pollenschlauch (Fig. 161e,f), d.h. gerade soviel wie die spätere Samenzahl in den reifen Früchten. Dieselben Beobachtungen wurden auch bei 2 Arten der nach CRONQUIST (1981) ebenfalls zu den Sapindales gestellten Staphyleaceae, nämlich bei *S. pinnata* und *S. colchica*, gemacht (RAMP 1987). Es wurde auch beobachtet, dass die Pollenschläuche in manchen der untersuchten Querschnitte scheinbar verschwinden, aber weiter unten wieder auftauchen. Dies ist auf die unregelmässig in die Wände der Pollenschläuche eingelagerte Callose zurückzuführen.

Bei *Skimmia japonica* ist die Mikropyle der einzigen SA je Ovarfach nach oben und dorsaltwärts gerichtet. Anhand der Gewebestrukturen im Ovar könnte erwartet werden, dass der Pollenschlauch sowohl über die plasmareiche, kleinzellige Auskleidung der Ovarhöhlen als auch über Plazenta und Funiculus zu ihr vordringen könnte. Tatsächlich erreicht der Pollenschlauch über den Funiculus die Mikropyle (Fig. 162).

Auch bei der synkarpen *Poncirus trifoliata* konnte beobachtet werden, dass nur ganz apikal Pollenschläuche von einem Karpell zum andern wachsen, also auch hier nur dort, wo sich deren TMG-Bereiche berühren. Die meisten keimenden Pollenkörner wurden an der äusseren Narbenoberfläche beobachtet, und nur vereinzelt im Narbentrichter (Fig. 163). Dies steht im Gegensatz zur Untersuchung von SCHILL et al. (1985) bei *Citrus aurantium*, in der die belegungsfähige Oberfläche "verborgen im Innern des Griffels" angegeben wird.

Da bei *Poncirus trifoliata* jeweils eine relativ grosse Pollenmenge auf die Narbe appliziert wurde, konnte noch eine weitere Beobachtung gemacht werden. Von den zahlreichen Pollenschläuchen wuchsen zwar die meisten durch das TMG, doch waren auch einige im benachbarten Gewebe zu beobachten (Fig. 163). Dies dürfte damit zusammenhängen, dass sich die vielen Pollenschläuche einerseits konkurrenzieren, und andererseits den geringsten Widerstand beim Wachstum durch den Griffel suchen. Das undifferenzierte, plasmareiche Gewebe des TMG bietet ihnen zwar die besseren Wachstumsbedingungen als das stärker vakuolierte benachbarte Gewebe, doch können jene, die im TMG keinen Platz mehr finden, dorthin ausweichen. Das TMG ist nicht unbedingt eine spezialisierte Struktur, sondern findet sich an jenen Stellen des Gynoeciums, die zur Anthese noch am plasmareichsten sind, in unserem Falle also an den inneren Oberflächen.



3.3. GYNŌECIUMSTRUKTUR BEI DER ANTHESE

Eine Reihe von Blütenmerkmalen sind bei den Rutaceae und Simaroubaceae sehr stabil. Wo nichts anderes vermerkt, sind bei allen in diesem Kapitel beschriebenen Arten die folgenden Merkmale ausgebildet:

- Die Blüten sind zwittrig, pentazyklisch und isomer.
- Das Androecium ist im Prinzip (ob)diplostemon.
- Die Karpelle stehen epipetal.
- Die Ovarhöhlen sind ausgekleidet mit 3-5 Schichten aus kleinen, plasmareichen Zellen.
- Die Plazenten befinden sich im plikaten (oder symplikaten) Bereich des Gynoeceums.
- Die Samenanlagen (SA) sind bitegmisch, crassinuzellat und anatrop.
- Die Narben sind mit einzelligen Papillen überzogen.
- Die Dorsalmediani der Karpelle sind mehr oder weniger stark reduziert und in eine Gruppe kleinerer Leitbündel aufgeteilt. In der Ventralregion verlaufen je 2 grosse Lateralbündel pro Karpell. Sie spalten sich auf der Höhe der Plazenten auf und versorgen einerseits die SA und ziehen andererseits als einzige Leitbündel in den Griffel. Unter den Plazenten sind die Lateralen häufig zu Ventralmediani vereint, und streckenweise verbinden sich auch je 1 Lateralbündel von 2 benachbarten Karpellen zu Synlateralen (siehe dazu Querschnittserien Abb. 1-24).
- Bei Früchten, die sich bei der Reife öffnen, löst sich vorher das dünne Endokarp vom Exokarp ab.

Die Beschreibung des Transmissionsgewebes (TMG) folgt der Einteilung von HANF (1936). Bei den Rutaceae, Surianaceae und Simaroubaceae kommt der "halbgeschlossene" (Fig. 33) sowie der "geschlossene" Typ vor. Bei diesem durchzieht das TMG den Griffel in je einem Strang pro Karpell (Fig. 34) oder als zentrales, einheitliches TMG (Fig. 35). Beim "geschlossenen" Typ ergeben sich im Ovar, wo das TMG die Plazenta bedeckt und den Ventralspalt säumt, Abgrenzungsschwierigkeiten zum übrigen Gewebe (siehe Kapitel 3.2.), insbesondere auch zur kleinzelligen Auskleidung der Ovarhöhlen, welche später das Endokarp liefert. In den Querschnittserien ist deshalb dieses Gewebe wie das TMG punktiert eingezeichnet.

Die den Beschreibungen vorangestellten Gattungszahlen stammen aus SCHOLZ (1964), die Artenzahlen aus MABBERLEY (1987), und die mit * bezeichneten Gattungs- und Artenzahlen aus ENGLER (1931).

3.3.1. RUTACEAE

ENGLER (1931) gliederte die Rutaceen besonders aufgrund der Fruchttypen in 7 Unterfamilien. Die 3 kleinen UF Dictyolomatoideae (2 Arten), Spathelioideae (20) und Rhabdodendroideae (3) werden hier nicht beschrieben.

Wo nichts anderes vermerkt, liegen die für die Rutaceae charakteristischen Oeldrüsen (Fig. 36) beim Gynoeceum in grösserer Zahl subepidermal an den Karpellaussenseiten (innere Drüsen) im Bereich des Fruchtknotens, nicht aber im Bereich von Griffel und Discus (oder Gynophor).

3.3.1.1. RUTOIDEAE - ZANTHOXYLEAE

Die Zanthoxyleae bestehen (nach der Vereinigung von *Zanthoxylum* und *Fagara*, FOSBERG 1959) aus 29* Gattungen mit etwa 480* Arten. Die Tribus hat eine pan-tropisch-subtropische Verbreitung. Sie wird weiter in 5 Subtriben gegliedert: Euodiinae, u.a. mit dem *Zanthoxylum-Fagara*-Komplex (ca. 200), *Euodia* (ca. 120*) und *Melicope* (ca. 50*); Lunasiinae; Decatropidinae; Choisyinae, u.a. mit *Choisya* (7); Pitavilinae.

a) *Zanthoxylum simulans*

Die eingeschlechtigen Blüten besitzen eine einfache Blütenhülle mit 6-8 kleinen Perianthblättern. Im Gegensatz zu ENGLER (1931) und anderen Autoren habe ich bei den weiblichen Blüten keine Staminodien gefunden. Die Zahl der Karpelle variiert zwischen 2 und 4, und im Gegensatz zu Literaturangaben waren bei meinen Präparaten nie 5 vorhanden.

Die Karpelle sind bis weit unterhalb der Ovarhöhlen apokarp (Fig. 1g). Die Karpellstiele sind darunter kongenital zu einem Gynophor vereint. Im Querschnitt durch den Gynophor (Fig. 1f) ist eine Verdickung zu erkennen, welche einen Ring aus plasmareichen Zellen bildet. Dieser bildet den nektarsezierender Discus. Die Griffeläste bleiben frei, fusionieren also nicht zum Griffel mit gemeinsamer Narbe und können deshalb auch kein Compitum bilden. Die Griffeläste entspringen an der Spitze des Ovars und haben je eine grosse, kopfförmige und von Sekret überzogene Narbe. Da sie in geneigter Stellung den Ovarien aufsitzen, stehen die Narben weit auseinander (Fig. 4f). Der Ventralspalt ist nur im innersten Teil zu einer Ventralnaht verwachsen und äusserlich bis zuunterst am Ovar deutlich zu sehen (Fig. 4f). Bemerkenswert ist die stark gerbstoffhaltige Epidermis am ganzen Gynoeceum. Teilweise, aber etwas schwächer, sind noch etwa 1-2 weitere Zellschichten gerbstoffhaltig. Das TMG ist vom "geschlossenen" Typ und durchzieht als Strang am dorsalen Ende des Ventralspaltes den Griffelast bis hinunter zu den Ovarhöhlen (Fig. 1b). Den Uebergang zur Mikropyle vermittelt ein Obturator (BOESEWINKEL 1977). Die 2 SA haben nach oben und dorswärts gerichtete Mikropyle. Sie hängen nebeneinander in der Ovarhöhle (Fig. 1c,d). Im ganzen Karpell gibt es nur eine, dafür aber sehr grosse Oeldrüse. Sie liegt aussen an der Dorsalseite auf mittlerer Höhe der Ovarhöhle (Fig. 1d). Der Dorsalmedianus teilt sich auf der Höhe der Ovarhöhlenbasis in 2 Bündel auf, welche von GUT (1966) "Dorsallaterale" genannt werden. Sie ziehen in den Griffelast hinauf und flankieren dort das TMG, sich gleichzeitig in wenige kleinere Bündel aufspaltend. Die 2 Lateralbündel laufen im oberen Teil des Ovars aus.

Das Gynoeceum entwickelt sich zu nur 1-3 kugelförmigen, sich 2-klappig öffnenden Teilfrüchten, da ein Teil der Karpelle im Verlauf der Fruchtentwicklung abortiert. Von den 2 SA je Teilfrucht abortiert eine, während sich die andere zu einem bei der Frucht reife weit aus der Teilfrucht heraushängenden Samen entwickelt. Wegen des Kontrastes der schwarzen Samen zu den roten Fruchtwänden dürfte die Verbreitungsweise Ornithochorie sein.

b) *Euodia*

Die Blüten sind haplostemon und pentamer, bei *Euodia hupehensis* gelegentlich auch tetramer.

Von *Euodia hupehensis* standen mir nur männliche Blüten zur Verfügung. Diese besitzen reduzierte Gynoeceen, welche nicht in Ovar und Griffel gegliedert sind (Fig. 44). Die Karpelle sind nicht verwachsen, und häufig bleiben auch die Ventralspalten offen. Es werden auch keine SA gebildet. Jedes Karpell enthält nur eine grosse, aber wenig entwickelte, apikale Oeldrüse. Zwischen den Karpellen bildet die Blütenachse einen kleinen, freien Kegel. Das Gynoeceum steht auf einem langen, nektarsezierenden Gynophor, welcher an der Basis schwach wulstartig verbreitert ist. Auffallend sind auch die relativ langen Haare, welche sich in medianen Reihen auf den Karpellen befinden. Die Gynoeceumstruktur hat GUT (1966) sowohl für die weiblichen als auch für die männlichen Blüten beschrieben.

Das verkümmerte Gynoeceum der männlichen Blüte von *Euodia daniellii* (Fig. 2h, 43) unterscheidet sich von jenem bei *E. hupehensis* durch die kleineren, stärker zurückgebliebenen Karpelle, durch die dichtere, ebenfalls in medianen Reihen auf den Karpellen stehende Behaarung, sowie durch den etwas massigeren Gynophor.

Auch die Karpelle der weiblichen Blüte von *Euodia daniellii* stehen auf einem massigen Gynophor (Fig. 2f). Das Gynoeceum (Fig. 2g) ist apokarp. Die Plazenten befinden sich oberhalb der Ovarhöhlenmitte im plikatilen Bereich des Gynoeceums (Fig. 2d). Darunter erstreckt sich bis zu den Ovarhöhlenböden der ascidiolate Bereich (Fig. 2e). Der Griffel überragt die Spitzen der über die Griffelansatzstellen aufgewölbten Ovarien nur wenig (Fig. 2c). Er trägt eine grosse, 5-lappige und sekretorische Narbe (Fig. 42). Die Griffeläste sind frei, und eine postgenitale Fusion, das heisst die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums, erfolgt nur im Narbenbereich (Fig. 2a). Das TMG ist vom "geschlossenen" Typ und zieht entlang den Ventralnähten zu den Ovarien (Fig. 2b). Jedes Ovarfach enthält 2 übereinanderstehende

SA, die obere mit nach oben und ventralwärts, die untere mit leicht dorsahwärts gerichteter Mikropyle. Die Oberfläche des Ovars ist behaart und bildet kleine Einbuchtungen über den Oeldrüsen.

Das Gynoeceum entwickelt sich zu weinroten, sich 2-klappig öffnenden Teilfrüchten mit durch die Griffeläste gebildeten Schnäbeln. Die schwarzen Samen hängen wie bei *Zanthoxylum* weit aus der Teilfrucht heraus. Es reifen hier aber beide SA, wobei die obere zu einem grösseren Samen wird als die untere.

c) *Melicope balansae*

Die Gattung hat tetramere und zwittrige Blüten mit 2 Staubblattwirteln, ist sonst aber *Euodia* nahestehend. Es werden hier die wichtigsten Unterschiede zum Gynoeceum von *Euodia* beschrieben. *Melicope balansae* hat einen deutlich kürzeren Gynophor. Das Gynoeceum bildet eine auffallend grosse, kopfförmige Narbe, welche aus 4 elliptischen, senkrecht stehenden Lappen besteht (Fig. 45). Die Rücken der aufgewölbten Ovarien und die Griffeläste sind bis fast zur Kapuzenspitze vereint und bilden ein kompaktes Ovardach. Die Griffeläste sind auf der ganzen Länge postgenital verwachsen, und im oberen Teil verbleibt in der Mitte ein freier Kanal. Um diesen Kanal herum befindet sich ein ringförmiges, allen Karpellen gemeinsames TMG vom "geschlossenen" Typ. Gegen die Griffelbasis hin verschwindet der Kanal und das TMG wird sternförmig. Das Compitum kann also auf der gesamten Länge des Griffels gebildet werden. Das Gynoeceum entwickelt sich zu 5 sich 2-klappig öffnenden Teilfrüchten. Jede Teilfrucht enthält einen schwarzen, weit heraushängenden Samen.

d) *Cholsya temata*

Die Blüten sind gross, weiss und pentamer. Die Staubblätter des äusseren Kreises haben längere Filamente als jene des inneren Kreises. Grundsätzlich sind 5 Karpelle vorhanden, doch werden häufig auch 6 gebildet.

Die Karpelle sind bis zum Niveau der Ovarhöhlenböden apokarp. In der Karpellstielzone sind sie zu einem dicken, säulenförmigen und nektarseziernden Gynophor vereint (Fig. 3e,f). Es liegt Anakrostylie vor, wobei die Griffeläste in der Mitte des Ovars abgehen. Oberhalb des Niveaus der Fruchtknoten-Kapuze vereinigen sie sich postgenital zu einer Röhre. Die Narbe ist gross und 5-lappig (Fig. 52). Im Narbenbereich treten die Oberflächen der einzelnen Karpelle miteinander in Verbindung und haben hier die Möglichkeit zur Bildung eines kurzen Compitums. Das TMG zieht entlang den 5 postgenital zu Ventralnähten verwachsenen Ventralspalten nach unten bis zu den Ovarhöhlenböden (Fig.3b). Es ist vom "geschlossenen" Typ. Die Verbindung vom Ventralspalt zu den Mikropylen übernimmt die kleinzellige Auskleidung der Ovarhöhlen. Die 2 SA sitzen in der Ovarhöhle übereinander und haben nach oben gerichtete Mikropylen; diese bei der oberen SA eher ventralwärts, bei der unteren eher dorsahwärts gerichtet (Fig. 3c). Zusätzlich zu den inneren Oeldrüsen der Fruchtknoten gibt es je eine besonders grosse Oeldrüse an den Spitzen der 5 Narbenlappen (Fig. 3a) und der 5 Fruchtknotenkapuzen. Die gesamte äussere Oberfläche von Gynophor und Karpellen ist behaart, auch innerhalb der durch die Verwachsung der Griffeläste gebildeten Röhre. Frei von Haaren ist nur die Narbe. Die Dichte der einzelligen, verholzten Haare ist am Ovar grösser als am Griffel.

Da der die Karpelle zusammenhaltende Griffel hinfällig ist, teilt sich das Gynoeceum in 5 Teilfrüchte auf, welche nur an der Basis miteinander verbunden sind. Meist abortieren während der Entwicklung 4 von ihnen, so dass nur eine die Fruchtreife erreicht. Nach MUELLER (1940) enthält die reife Frucht 2 oder 3 Karpelle, und schon zur Anthese stellte er unterschiedlich entwickelte Ovarlappen fest. Die reife Teilfrucht öffnet sich balgartig. Beide SA entwickeln sich zu schwarzen Samen mit harter Testa. Ihre Verbreitungsweise dürfte Autochorie sein.

3.3.1.2. RUTOIDEAE - RUTEAE

Die Ruteae bestehen aus den 6 Gattungen *Boenninghausenia* (1), *Ruta* (7), *Psilopogonum* (1), *Thamnosma* (6), *Cneoridium* (1) und *Dictamnus* (1).

a) *Ruta*

Bei allen 3 hier beschriebenen Arten wurden an der gleichen Pflanze sowohl tetramere als auch pentamere Blüten gefunden. Ihre episeptalen Staubblätter haben etwas längere Filamente als die epipetalen.

Bei *Ruta graveolens* sind die Karpelle im unteren Bereich der Ovarhöhlen kongenital verwachsen (Fig. 4f), der synkarpe Anteil reicht also deutlich höher hinauf als bei *Choisya*, nämlich bis zum Niveau des unteren Bereichs der Plazenta. Eine äussere, ringförmige Zone aus plasmareichen Zellen bildet in diesem synkarpen Bereich das nektarsezierende Discusgewebe. Nach SAUNDERS (1937) ist das Ovar "tief gelappt, aber dennoch synkarp bleibend". Die Ovarien sind stark kapuzenförmig über die Griffelansatzstellen aufgewölbt, das Gynoeceum somit deutlich anakrostyl. Nach oben vereinigen sich die Karpelle postgenital zum Griffel, welcher nur um wenig die Fruchtknoten überragt. Die Narbe ist klein und von Sekret bedeckt. Hier treten die papillösen Oberflächen der einzelnen Karpelle miteinander in Verbindung und haben so die Möglichkeit zur Bildung eines kurzen Comitums. Getrennt voneinander verläuft in den 4 (5) Karpellen das "geschlossene" TMG den Ventralnähten entlang zu den Plazenten (Fig. 4a,b). Die Verbindung vom ventralen TMG zur Mikropyle erfolgt über einen Obturator aus einzelligen Haaren (BOESEWINKEL 1977). Die ventralen Plazenten ragen kopfförmig in die Ovarhöhlen hinein (Fig. 4c) und tragen pro Karpellrand etwa 5 übereinanderstehende SA (Fig. 4f). Sie sind nach MAURITZON (1935) anatrop, nach GALLET (1913) bei vollständiger Entwicklung leicht campylotrop. Die Mikropyle sind ventralwärts gegen die Plazenten gerichtet. Der Dorsalmedianus hebt sich gegenüber den andern, ihn flankierenden dorsalen Bündeln wenigstens in der unteren Hälfte des Ovars deutlich ab. Die Oberfläche des Ovars ist überzogen von vielen kleinen, kraterförmigen Einbuchtungen (Fig. 58). Hier entlassen die inneren Drüsen ihr ätherisches Öl an die Aussenwelt. Die Oeldrüsen sind so gross, dass sie die Fruchtknotenwand fast durchdringen. In ringförmiger Anordnung kommen grössere Einbuchtungen auch im Bereich des Discus vor. Unterhalb dieser Krater befinden sich kleine Zonen, welche noch stärker anförmig sind als das sie umgebende Discusgewebe (Fig. 4d,e).

Bei der Entwicklung zur trockenen Frucht fällt der Griffel ab, und das Gynoeceum teilt sich dadurch in 4 (5) baigartige Teilfrüchte, welche im unteren Teil miteinander verbunden sind und nur am Scheitel aufspringen, nach ULBRICH (1928) durch korkenzieherartige Einkrümmung und ohne Ablösung des dünnen Endokarps. Alle der etwa 10 SA je Karpell entwickeln sich zu reifen Samen. Die Verbreitungsweise bei *Ruta* ist wahrscheinlich Autochorie.

Das Gynoeceum von *Ruta chalepensis* unterscheidet sich von jenem bei *R. graveolens* namentlich durch die Struktur der Fruchtknotenwände. Diese enthalten kleinere, subepidermal liegende Oeldrüsen, die (statt unter kraterförmigen Einbuchtungen liegend) von dicken, oberflächlichen Wülsten umgeben sind, zwischen welchen das ätherische Öl an die Aussenwelt tritt, umgeben sind (Fig. 59). Der Discus ist etwas massiver und deutlich 8 (10)-lappig. Die Nektardrüsen liegen im oberen Bereich des Discus und werden wie die Oeldrüsen von dicken, oberflächlichen Wülsten umgeben (Fig. 59). Noch markantere Unterschiede zu *Ruta graveolens* zeigt das Gynoeceum von *R. montana*. Die postgenitale Fusion der Griffeläste ist weniger intensiv, und der zentrale Kanal ist gross und erstreckt sich unterhalb des Narbenbereichs über die ganze Länge des Griffels. Wie bei *Choisya* erscheint dieser infolge Drehung der Griffeläste gekrümmt (Fig. 60b). Die Stränge des TMG entsprechen im oberen Teil des Griffels jenen von *Ruta graveolens*. Weiter unten kleiden sie einen kleinen, ventralen Kanal aus. Die kopfförmig in die Ovarhöhlen ragenden Plazenten tragen pro Karpellrand nur eine SA. Der Discus ist eine scheibenförmige Ausweitung der Karpellstielzone. Die Nektardrüsen liegen in tiefen, oberflächlichen Kratern, welche ringförmig angeordnet im oberen Bereich des Discus liegen. Die Oeldrüsen sind gross und liegen zahlreich in den peripheren Ovarteilen je unter einem halbkugeligen Höcker (Fig. 60a).

b) *Boenninghausenia albiflora*

Die tetramere Blüte von *Boenninghausenia* zeigt viele Ähnlichkeiten zu jener bei *Ruta*, im Gynoeceum (Fig. 5g) aber auch manche Abweichungen. Dieses ist im Ovar vollständig apokarp und steht auf einer langen, dünnen Säule. Diese ist an der Basis von einem kleinen, becherförmigen Discus umschlossen (Fig. 64b). Dieser ist nektarsezierend und hat an der Spitze zahlreiche Oeldrüsen. Der plikate Bereich des Gynoeceums kann bis in die Karpellstielzone beobachtet werden (Fig. 5d). Auch der Griffel ist lang

und schlank. Die Griffeläste sind auf der ganzen Länge postgenital vereint und wie bei *Ruta montana* gedreht. Dadurch erscheint der Griffel gekrümmt (Fig. 64a). Er bildet keinen zentralen Kanal (Fig. 5a,b). Die Griffeläste sind auf der Höhe der Plazenten inseriert. Die Ovarien sind sehr stark über die Griffelansatzstellen aufgewölbt und haben ein bohnenförmiges Aussehen (Fig. 64a). Alle diese Unterschiede zu *Ruta* sind die Folge eines ausgeprägten Streckungswachstums der Gynoeclumbasis. Eine weitere Abweichung zu *Ruta* sind die je 6-8 SA pro Karpellrand (Fig. 5c). Bis zur Fruchtreife entwickelt sich eine der vielsamigen, sich balgartig öffnenden Teilfrüchte deutlich stärker als die andern.

c) *Dictamnus albus*

Die grossen, pentameren und proterandrischen Blüten sind zygomorph. Dabei sind die 4 oberen Petalen aufgerichtet und das untere herabgebogen, während die 10 fadenförmigen Staubblätter aufwärts gebogen sind und eiförmige Drüsenkörperchen (äussere Oeldrüsen) im oberen Teil der Filamente tragen.

Das Gynoeclum besteht aus 5 (oder 6) epipetal stehenden Karpellen. Die Karpellstiele befinden sich im synascidiaten Bereich und bilden den Gynophor. An dessen Basis ist aussen ein ringförmiges, mehrschichtiges, nektarsezierndes Gewebe aus kleinen, plasmareichen Zellen differenziert (Fig. 6d,e). Die Karpelle sind bis zum Niveau der unteren SA verwachsen. An der Aussenseite des Ovars, nicht aber des Gynophors und des Griffels, sind Drüsenkörperchen vorhanden (Fig. 37). Dies sind Emergenzen, in denen subepidermal die für die Rutaceae charakteristischen Oeldrüsen liegen. Die Griffeläste entspringen etwa in der Mitte des Ovars. Auf der ganzen Länge sind sie postgenital zum Griffel verwachsen, welcher deutlich zwischen die nicht verwachsenen Ovarien eingesenkt ist (Fig. 6b), und bilden so einen Griffelkanal. Diese Vereinigung erfolgt jedoch nur an der inneren Hälfte der Karpellflanken, so dass periphere Eindrückungen die beteiligten Karpelle noch erkennen lassen. Der Griffel geht ohne bedeutende Verbreiterung in die von Sekret überzogene Narbe über. Hier treten die papillösen Oberflächen der einzelnen Narbenlappen miteinander in Verbindung. Die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums besteht also nur an der Griffelspitze. Im Griffelkanal erfolgt der Anschluss an das TMG, welches vom "geschlossenen" Typ ist. Der Ventralspalt ist hier nur in der äusseren Hälfte zur Ventralnaht verwachsen, während er innen frei ist und eine Rinne bildet (Fig. 6a). Weiter unten, wo der Griffel in die Ovarien eingesenkt ist, sind die Ventralnähte durchgehend. Das TMG begleitet sie bis zu den Plazenten (Fig. 6c). Die Verbindung zu den Mikropylen erfolgt über die kleinzellige Auskleidung der Ovarhöhlen. Jedes Ovarfach enthält 3 SA (auch bis zu 5, cf. MAURITZON 1935, LEINFELLNER 1951). Sie sitzen in der Ovarhöhle übereinander und haben nach aussen (ventralwärts) und leicht nach oben gerichtete Mikropylen (Fig. 6c,e). Zusammen mit den oben beschriebenen Drüsenkörperchen bilden einzellige, gerbstoffhaltige Haare auf dem Ovarium einen dichten Ueberzug (Fig. 68). Im Gegensatz zu den Oeldrüsen sind aber diese Haare vereinzelt auch am Gynophor anzutreffen.

Das Gynoeclum löst sich infolge der Hinfälligkeit des Griffels in 5 Teilfrüchte auf, welche nur an der Basis miteinander verbunden sind. Die Teilfrucht ist drüsig, rauhaarig, und enthält 3 schwarze Samen. Sie öffnet sich explosiv (GEISENHEYNER 1915) entlang einer Dehlschenlinie, welche entlang der Ventralnaht und dem oberen Teil der Karpellmitte führt.

3.3.1.3. RUTOIDEAE - BORONIEAE

Die Tribus umfasst 19 in Australien und Neukaledonien beheimatete Gattungen mit etwa 200⁺ Arten. Sie wird in 5 Subtriben gegliedert: *Boroniinae*, u.a. mit den Gattungen *Boronia* (96) und *Zieria* (25); *Eriostemoninae*, u.a. mit den Gattungen *Eriostemon* (33), *Crowea* (3) und *Phebalium* (45); *Correinae* mit der einzigen Gattung *Correa* (7); *Nematolepidinae*; *Diplolaeninae*.

a) *Boronia*

Die Blüten von *Boronia megastigma* sind tetramer (auch pentamer, ENGLER 1931). Sie enthalten einen Wirtel von episepal stehenden Staubblättern sowie einen Wirtel von kleinen, epipetal stehenden Staminodien (Fig. 69a). Bei der im Gewächshaus des Botanischen Gartens Zürich kultivierten Pflanze reifte auch in den Antheren des episepalen Wirtels kein Pollen. Die Karpelle sind bis deutlich unterhalb der Ovarhöhlen apokarp (Fig. 7d).

An der Basis sind die Karpelle umgeben von einem dicken, wulstartigen, 4-lappigen und intensiv rot anfärbaren Discus (Fig. 7d). Das Gynocium ist anakrostyl, wobei die Griffeläste etwa in der Mitte des Ovars inseriert sind. Sie bilden mit den sich leicht aufwölbenden Ovarien ein kompaktes Ovardach (Fig. 7b). Oberhalb der Ovarien verwachsen die Griffeläste postgenital zum Griffel. Dieser ist in diesem ganzen Bereich zu einer grossen und 4-lappigen Narbe ausgeweitet. Diese scheint dadurch auf dem Ovar zu sitzen (WESTON et al. 1984). In der Aufsicht (Fig. 69b) wird das Ovar von der grossen Narbe ganz zugedeckt. Je ein kommissuraler Narbenlappen, welcher sich nach unten umbiegt und zwischen 2 freie Ovarien bis fast zu deren Basis schiebt (Fig. 7c), wird gebildet aus je einer Hälfte von 2 benachbarten Griffelästen (Fig. 7b). Die gesamte Narbenoberfläche besitzt eine papillöse Epidermis, unter welcher sich wenige stärker anfärbare Zellschichten befinden. Narbensekret habe ich bei meinen Proben nicht finden können. Die papillöse Oberfläche der Narbe geht im Bereich der Ventralnähte über in das TMG vom "geschlossenen" Typ, welches zu den Ovarien hinunterzieht. Die Möglichkeit zur Bildung eines Comptums gibt es nur im Narbenbereich. Die Verbindung zu den Mikropylen erfolgt über die kleinzellige Auskleidung der Ovarhöhlen. Die 2 SA sitzen in der Ovarhöhle übereinander und richten ihre Mikropylen nach oben, die obere ventralwärts, die untere mehr dorsalwärts (Fig. 7d). Nur einer der je 2 Lateralbündel pro Karpell durchzieht den Griffel.

Zur Beobachtung der Entwicklung des Gynoeiums zur reifen Frucht stand mir kein Material zur Verfügung. Nach ENGLER (1931) sind es 4 sich 2-klapplig öffnende Teilfrüchte mit 1-2 Samen.

Bei den ebenfalls tetrameren Blüten der andern 4 untersuchten *Boronia*-Arten sind im Gegensatz zu *B. megastigma* beide Staubblattkreise voll ausgebildet. Ihre Gynoezien unterscheiden sich von jenem bei *B. megastigma* durch die viel kleineren Narben und die längeren, die Ovarien um etwa deren eigene Höhe überragenden Griffel. Die postgenitale Fusion der Griffeläste erfolgt im oberen Teil des Griffels sowohl an den Karpellflanken als auch im Zentrum. Hier berühren sich die TMG-Stränge der einzelnen Karpelle. Dies ist also ein zentrales, einheitliches TMG, in dessen ganzem Bereich die Möglichkeit zur Bildung eines Comptums besteht. Im unteren Teil des Griffels findet die postgenitale Fusion nur an den Karpellflanken statt, so dass ein zentraler Griffelkanal entsteht. Die 4 untersuchten Arten unterscheiden sich insbesondere in der Ausdehnung des zentralen, einheitlichen TMG und des Griffelkanals. Bei *Boronia spathulata* beginnt der Griffelkanal wie bei *B. megastigma* erst an der Griffelbasis, so dass das einheitliche TMG entsprechend länger ist. Bei *Boronia cymosa* beginnt er unterhalb des Niveaus des Ovarapex, bei *B. caerulea* (Fig. 8a) wenig darüber. Bei *Boronia falcifolia* zieht der Kanal fast bis zur Griffelspitze, so dass das einheitliche TMG entsprechend kurz ist. Der Griffel von *Boronia falcifolia* ist bedeckt mit langen, einzelligen und gerbstoffhaltigen Haaren. Bei *Boronia caerulea* (Fig. 74) finden sich solche Haare nur als Kranz an der Griffelbasis, während sie bei *B. spathulata* (Fig. 73) und *B. cymosa* ganz fehlen.

b) *Boronia verticillata*

Die Staubblätter der langgestielten und tetrameren Blüten haben äussere Drüsen (wie *Dictamnus*), die Karpelle dagegen innere (wie z.B. *Choisya*). Das Gynoeium ist über der Ovarhöhlenbasis apokarp. Die Griffeläste verwachsen postgenital auf ihrer ganzen Länge. Es wird nur eine SA je Karpell gebildet. Sie ist anatrop bis hemitrop und hat eine nach oben und ventralwärts gerichtete Mikropyle. Auffallend ist der dicke, becherförmige und 8-lappige Discus (Fig. 75). *Boronia* stellt nach WESTON et al. (1984) keine eigene Gattung dar, sondern eine in Neukaledonien vorkommende Untergruppe von *Boronia*.

c) *Zieria smithii*

Auch hier sind die Blüten tetramer, dafür aber nur haplostemon, wobei die Staubblätter episepal stehen. Die Struktur des Gynoeiums (Fig. 76) ist ähnlich wie bei *Boronia*. Sie entspricht auch jener bei der von ENDRESS et al. (1983) beschriebenen *Zieria furfuracea*. Der Discus bildet 4 episepal stehende, grosse und dicke Lappen, welche sich in die Lücken zwischen den freien Fruchtknoten schieben. Der Griffel sieht aus wie ein umgekehrter Kegelstumpf. Die Narbe ist kopfförmig und 4-lappig. Am ganzen Fruchtknoten sind die äusseren Zellschichten stark gerbstoffhaltig. Nur eine der je 2 superponierten SA pro Karpell entwickelt sich zum reifen Samen.

d) *Eriostemon*

Aus dieser australischen Gattung wurden *Eriostemon myoporoides*, *E. scaber*, *E. spicatus* und *E. nodiflorus* untersucht. Bei allen 4 Arten sind die Blüten pentamer und diplostemon, wobei die Filamente der episealen Staubblätter länger sind als jene der epipetalen.

Das Gynoecium von *E. myoporoides* ist bis zum untersten Viertel der Ovarhöhlen synascidiat (Fig. 9e). Darüber erstreckt sich der ascidiolate Bereich bis unterhalb der sich in der Mitte des Ovars befindenden Plazenta. Der plikate Bereich umfasst die obere Hälfte des Ovars sowie den Griffel. Der ringförmige, 10-lappige Discus umgibt die Karpellstielzone. Er hat in episealer Position 5 auffallend grosse Verdickungen, die sich in die Lücken zwischen den Karpellen schieben (Fig. 9d). Die Griffeläste sind im Bereich der oberen SA inseriert, und das Ovar wölbt sich weit über diese Ansatzstelle hinaus, so dass im Längsschnitt (Fig. 8e) eine dreieckförmige Fruchtknotenkapuze erscheint, mit einer zum Griffel parallelen Wand. Die postgenitale Vereinigung der Griffeläste ist sehr intensiv, und zu erkennen sind die 5 beteiligten Karpelle nur durch die den Griffel versorgenden Lateralbündel, welche wegen ihres sehr nahen Zusammenrückens Ventralmediani vortäuschen. Im Querschnitt durch den Griffel (Fig. 9a) sind 2 konzentrische Gewebezonon zu sehen: aussen eine Zone aus grossen, vakuolisierten Zellen und den 5 "Ventralmediani", innen das einheitliche, zentrale TMG vom "geschlossenen" Typ. Die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums besteht so auf der ganzen Länge des Griffels. Dieser ragt aber nur wenig über die Ovarspitzen hinaus. Die Narbe ist klein, 5-lappig und mit Sekret bedeckt. Die Verbindung vom TMG zu den Mikropylen erfolgt über die kleinzellige Auskleidung der Ovarhöhlen. Jedes Ovarfach enthält 2 übereinanderstehende SA, die ihre Mikropylen nach oben richten, die obere ventralwärts (Fig. 9b), die untere leicht dorsalwärts (Fig. 9c). Die Oeldrüsen sind auffallend gross und zahlreich, vor allem im Kapuzenbereich (Fig. 9a). Je eine speziell grosse Oeldrüse befindet sich an der Spitze der Fruchtknotenkapuzen. Nur einer der je 2 Lateralen pro Karpell durchzieht den Griffel.

Die Gynoecien der 3 andern untersuchten Arten unterscheiden sich nicht grundsätzlich von jenem bei *Eriostemon myoporoides*. Als Besonderheit ist die schwach papillöse Epidermis auf den Spitzen der Fruchtknotenkapuzen von *Eriostemon myoporoides* und *E. scaber* (Fig. 82) zu erwähnen. Bei *Eriostemon nodiflorus* (Fig. 84) fallen die langen, einzelligen und verholzten Haare auf, welche aus den engen Räumen zwischen Griffel und Kapuzen einerseits und zwischen den einzelnen Kapuzen andererseits aufsteigen. Bei *Eriostemon spicatus* (Fig. 83) sind die Spitzen der Fruchtknotenkapuzen kollateral gespalten.

e) *Crowea saligna*

Die Gattung unterscheidet sich von *Eriostemon* durch die langen, hornförmigen Anhängsel der Antheren (ENGLER 1931). Sie sind bei *Crowea saligna* stark behaart. Im Gynoecium wurden keine grundsätzlichen Unterschiede zu *Eriostemon* beobachtet. Auffallend sind aber die geringere Aufwölbung der Ovarien über die Griffelansatzstellen hinaus, die grosse, kopfförmige und 5-lappige Narbe, sowie ein Haarkranz am Griffel zwischen den Ovarspitzen und der Narbenbasis (Fig. 85).

f) *Phebalium*

Aus dieser Gattung wurden die australischen Arten *Phebalium bullatum* und *P. filifolium* sowie die neuseeländische Art *P. nudum* untersucht. Von dieser stand aber nur postanthesisches Material zur Verfügung, also 5-zählige Gynoecien mit bereits abgeworfenen Griffeln. Die Verhältnisse ähneln stark jenen bei *Eriostemon*. Die Blüten sind auch bei dieser Gattung pentamer, haben aber in beiden Staubblattwirteln etwa gleich lange Filamente. Das Gynoecium ist anakrostyl, und die Fruchtknoten wölben sich in eine spitze Kapuze auf. Der Griffel ist im Gegensatz zu *Eriostemon* lang und dünn. *Phebalium bullatum* hat eine kleine, 5-lappige und papillöse Narbe. Bei *Phebalium filifolium* ist die Griffelspitze mit der kleinen, kopfförmigen Narbe von kurzen, rezeptiven Haaren besetzt. Das Ovar von *Phebalium bullatum* und *P. filifolium* (Fig. 86) ist mit grossen und teilweise gerbstoffhaltigen Schildhaaren bedeckt. Auch die äussersten Zellschichten des Griffels und die äusseren Integumente enthalten zum Zeitpunkt der Anthese Gerbstoffe.

g) *Correa*

Die Gattung unterscheidet sich von den andern hier beschriebenen Vertretern der *Boronieae* vor allem im Bauplan der tetrameren Blüten. Diese bilden einen becherförmigen, stark behaarten und persistierenden Kelch. Die Petalen vereinigen sich postgenital zu einer mehr oder weniger langen Röhre, und der nektarseziernde, relativ kurze Discus liegt tief verborgen in ihr. Nach ARMSTRONG (1979) erfolgt die Bestäubung hier vor allem durch Vögel. Das apokarpe Gynoeceum besteht aus einem kleinen Ovar und einem langen, dünnen Griffel. Die postgenitale Fusion der Griffeläste ist sehr intensiv und auf ihrer ganzen Länge verwirklicht. Die Narbe ist 4-lappig und gegenüber dem Griffel nicht verbreitert. Das "geschlossene" TMG ist im oberen Teil des Griffels im Querschnitt gesehen kreuzförmig, also wie bei *Boronia* einheitlich und zentral. Das Comptum kann so über fast die halbe Länge des Griffels gebildet werden. Das TMG teilt sich weiter unten allmählich in 4 getrennte, entlang den Ventralnähten verlaufende Stränge. Das Ovar ist dicht behaart. Bei *Correa backhousiana* sind die Haare sehr lang, die Narbe nicht papillös und mit Sekret bedeckt. Bei *C. pulchella* sind die Haare kürzer als bei *C. backhousiana* und auch unten am Griffel vorhanden, und die Narbe ist schwach papillös.

3.3.1.4. RUTOIDEAE - DIOSMEEAE

Die Tribus ist in Südafrika und teilweise auch in Ostafrika verbreitet. Nach dem Transfer von *Empleuridium* (1) zu den Celastraceae (GOLDBLATT et al. 1985) umfasst sie noch 11 Gattungen mit etwa 270* Arten. *Calodendrum* (1) und *Empleurum* (2) bilden je eigene Subtriben, während die andern Gattungen, u.a. *Agathosma* (135) und *Coleonema* (8) zu den Diosminae gestellt werden (ENGLER 1931).

a) *Calodendrum capense*

Die Blüten sind gross, weiss bis hell-lila und pentamer. In episepaler Stellung sind 5 Stamina angeordnet, während epipetal 5 mit zahlreichen violetten Drüsenkörperchen überzogene Staminodien stehen. Die Karpelle stehen auf einem langen, dünnen Gynophor (Fig. 10e), welcher an der Basis von einem becherförmigen, nektarseziernden Discus umgeben wird (Fig. 10f, 92c). Dieser entwickelt sich als eine Verdickung der basalen Verwachsungszone der Staubblätter.

Das ganze Gynoeceum wie auch der Gynophor sind 5-lappig. Der untere, synascidiale Bereich erstreckt sich bis etwa zur Mitte der Ovarhöhlen. Darüber liegt die kurze symplicate Zone, in welcher sich die Plazenten und infolge der Anakrostylie auch die Insertion der Griffeläste befinden. Weil die plikaten Griffeläste auf ihrer ganzen Länge postgenital vereint sind, ist im Längsschnitt (Fig. 10f) im Bereiche der Griffelinsertion kein freier Raum zu sehen, wie dies etwa bei *Ruta* der Fall ist. Die Fruchtknotenkapuzen sind zahnförmig ausgezogen. Der sehr dünne und etwa 1 cm lange Griffel trägt eine kleine, kopfförmige Narbe (Fig. 92a). Ein Querschnitt durch den Griffel (Fig. 10a) zeigt 2 konzentrische Gewebezonen, wobei die äussere Zone aus grossen, vakuolisierten Zellen und den Leitbündeln besteht, und die innere Zone, welche das zentrale, einheitliche TMG bildet, aus plasmareichen Zellen. Etwa auf der Höhe der Spitze der zahnförmigen Kapuzen wird die innere Zone sternförmig, wobei die 5 Strahlen an den Ventralnähten liegen (Fig. 10c). Erst gegen die Plazenten hin verlieren diese Strahlen auch im Zentrum den Kontakt untereinander. Die Möglichkeit zur Bildung eines Comptums besteht somit auf der ganzen Länge des Griffels, und das TMG ist vom "geschlossenen" Typ. Die 5 Strahlen des TMG gehen über in die kleinzellige Auskleidung der Ovarhöhlen. Jedes Ovarfach enthält 2 übereinander liegende SA. Beide Mikropylen sind nach oben gerichtet, die obere gleichzeitig leicht ventralwärts (Fig. 10c), die untere mehr dorsalwärts (Fig. 10d). Das äussere Integument und die äussersten Zellschichten des Discus und des unterhalb der Discusspitze liegenden Teils des Gynophors enthalten Gerbstoffe. Die Oeldrüsen befinden sich im Innern von violetten Emergenzen (Fig. 92b), die insbesondere am Ovar sehr häufig sind, aber an den zahnförmigen Kapuzen selten werden. ENGLER (1931) vermerkt in diesen 5 Zähnen nur je eine Enddrüse. Weniger dicht sind die Drüsenhöcker am Gynophor. Auch am unteren Teil des Griffels gibt es vereinzelte Oeldrüsen.

Das Gynoeceum entwickelt sich zu einer gestielten, 5-fächrigen Kapsel von etwa 3 cm Durchmesser. Ihr dickes, holziges Exokarp ist von vielen stacheligen, Oeldrüsen enthaltenden Höckern überzogen. Die reife

Kapselfrucht öffnet sich 5-klappig, mit Dehiscenzlinien an den Scheidewänden. Häufig wird beim Wachstum eines der 5 Fächer zusammengedrückt. Jedes normal entwickelte Fruchtfach enthält 2 etwa 1 cm dicke Samen mit harter, schwarzer Testa.

b) *Coleonema album*

Die sehr kleinen, weissen und pentameren Blüten haben nur einen Wirtel mit fertilen, episepal stehenden Staubblättern. Der andere Wirtel enthält epipetal stehende, mit der Kronblattbasis vereinte und weiter oben in einer Kronblattfurche liegende Staminodien. Die Karpelle werden auf der ganzen Länge der Ovarhöhlen von einem becherförmigen und 10-lappigen Discus umschlossen (Fig. 11). Dieser Becher ist bis etwa auf das Niveau der Ovarhöhlenmitte mit den Petalen, Stamina und Staminodien verwachsen. Dieser ganze Komplex ist weiter unten auch noch mit den Sepalen verschmolzen. Ein Ring, gebildet aus Kelch, Krone, Androeceum und Discus umgibt so das Gynoeceum. Der ganze Discus ist ausgekleidet mit plasmareichem, nektarsezierendem Gewebe (WILLIAMS 1981).

Der Bauplan des Gynoeceums gleicht weitgehend jenem bei *Calodendrum*. Der wichtigste Unterschied betrifft die vereinigte Karpellstielzone, welche kurz bleibt und nicht zu einem langen Gynophor gestreckt wird. Dasselbe trifft auch für den Griffel zu. Wie bei *Calodendrum* sind die Karpelle im Zentrum bis dicht zum Niveau der Griffelinsertion vereint, so dass im Längsschnitt (Fig. 11) kein freier Raum unterhalb der Zone mit postgenitaler Verwachsung der Griffeläste verbleibt. Die Griffeläste sind etwa in der Mitte des Ovars inseriert. Sie fusionieren postgenital auf ihrer ganzen Länge. Die von Sekret bedeckte Narbe ist kopfförmig und 5-lappig (Fig. 93). Im Griffel bilden die 5 Karpelle ein zentrales, einheitliches TMG, welches infolge der intensiven postgenitalen Verwachsung, einerseits der Griffeläste untereinander, andererseits der Ventralspalten, entstand. Wie bei *Calodendrum* besteht die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums auf der ganzen Länge des Griffels, und das TMG ist vom "geschlossenen" Typ. Es spaltet sich oberhalb der Griffel-Insertion auf und läuft in 5 getrennten Ästen zu den Ovarfächern. Die 2 SA liegen im Karpell übereinander und haben nach oben gerichtete Mikropylen, die obere ventralwärts, die untere dorsalwärts. Die funktionell wichtigsten Leitbündel sind die je 2 Laterale pro Karpell. Sie vereinigen sich nirgends zu Ventralmediani. Nach dem Eintritt in den Griffel verschwindet der eine, während der andere einen Dorsalmedianus vortäuscht und bis zur Narbenbasis zieht. Dorsalmediani konnte ich auch im Ovar nicht sehen; nach GUT (1966) sind sie zur Anthese "praktisch erst angelegt worden". Im Ovar sind subepidermal zahlreiche stärker anfärbare Zonen erkennbar, welche sich nach GUT (1966) erst nach der Anthese zu Oeldrüsen ausdifferenzieren. Je eine besonders grosse Oeldrüse ist aber schon zur Anthese an den Spitzen der Fruchtknotenkapuzen ausgebildet. Am ganzen Ovar ist die Epidermis der morphologischen Unterseiten der Karpelle, mit wenigen darunterliegenden Schichten, intensiv rot anfärbbar, was auf Gerbstoffe hinweist. Diese Differenzierung fehlt nur direkt über den grossen Oeldrüsen an den Kapuzenspitzen. Intensiv rot anfärbbar und somit gerbstoffhaltig sind auch die äussersten Zellschichten der äusseren Integumente und des Discus.

Bei der Frucht reife fällt der Griffel ab, und das Gynoeceum spaltet sich dadurch in 5 an der Basis verbundene Teilfrüchte auf. Jede Teilfrucht hat eine abstehende, hornartige Spitze und enthält einen Samen mit Elaiosom. Bei der Reife trocknet sie aus und öffnet sich balgartig.

Neben der weissblütigen *Coleonema album* wurde auch die rotblütige *C. pulchrum* untersucht. Blüte und Gynoeceum der 2 Arten unterscheiden sich nicht grundsätzlich.

c) *Agathosma ovata*

Das Gynoeceum dieser kleinen, weissen und pentameren Blüte ist ähnlich jenem bei *Coleonema* gebaut. Es werden deshalb nur die wichtigsten Unterschiede beschrieben. Die vereinigte Karpellstielzone ist etwas länger als bei *Coleonema*, wird aber bei weitem nicht zu einem langen Gynophor wie bei *Calodendrum*. Der becherförmige Discus umschliesst das Gynoeceum nur bis knapp unterhalb des Niveaus der Ovarhöhlenböden. Der Griffel ist etwas länger und dünner als bei *Coleonema*. Die postgenitale Verwachsung fehlt im Narbenbereich, so dass jeder Griffelast eine eigene kleine, kopfförmige Narbe trägt (Fig. 94). Die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums besteht aber unterhalb dieser Narben auf der gesamten Länge des Griffels. Alle Oeldrüsen sind schon zur Anthese ausdifferenziert, und jene an den Kapuzenspitzen übertreffen die andern an Grösse nicht deutlich.

3.3.1.5. RUTOIDEAE - CUSPARIEAE

Die neotropische Tribus umfasst 19 Gattungen mit etwa 130* Arten. Sie sind gegliedert in 2 Subtriben. Zu den Pilocarpinae gehören die 3 Gattungen *Pilocarpus* (22), *Esenbeckia* (ca. 20) und *Metrodorea* (5-6), zu den Cuspariinae u.a. die Gattung *Erythrochiton* (ca. 5).

a) *Pilocarpus pennatifolius*

Die kleinen, rot-violetten Blüten sind tetrazyklisch und haplostemon. Am selben Blütenstand gibt es sowohl tetramere wie pentamere Blüten. Die Kelchblätter sind zu einem sehr kurzen, 4- oder 5-lappigen Becher verwachsen. Die Staubblätter sind in episeptaler Stellung angeordnet. Im Folgenden wird das Gynoeceum einer 4-zähligen Blüte beschrieben.

Das Gynoeceum ist etwa bis zum untersten Drittel der Ovarhöhle synascidiat. Der kurze ascidiat Abschnitt erstreckt sich dann bis zur Basis der Plazenta und wird markiert durch die Verschmelzung der Lateralen zu Ventralmediani. Der lange plikate Abschnitt beginnt etwa in der Mitte der Ovarhöhlenregion. Die Griffeläste entspringen auf der Höhe der Plazenten, und der Fruchtknoten wölbt sich kapuzenartig über diese Ansatzstelle hinauf. Dabei verengt sich die Ovarhöhle in vertikaler Richtung zu einem schmalen Spalt, was im Längsschnitt (Fig. 12f) deutlich zu sehen ist. Dicht über den Fruchtknotenkapuzen erweitert sich der Griffel zu einer grossen, kopfförmigen, 4-lappigen und mit Sekret bedeckten Narbe (Fig. 95). Die Griffeläste sind unterhalb des Niveaus der Ovarspitzen frei (Fig. 12c). Darüber verwachsen sie postgenital entlang den Karpellflanken, so dass in der Griffelmitte ein enger Kanal entsteht (Fig. 12b). Nur an der Griffelspitze fusionieren sie auch im Zentrum (Fig. 12a), so dass dort die Möglichkeit zur Bildung eines Comitatus besteht. Im Bereich des Griffelkanals zieht das "geschlossene" TMG in 4 Ästen entlang den Ventralnähten zu den Ovarien. Zu verfolgen sind sie etwa bis zur Basis der Plazenten. Dort gehen sie über in die sehr dicke kleinzellige Auskleidung der Ovarhöhlen (Fig. 12d). Die je 2 superponierten SA haben nach oben gerichtete Mikropylen, die obere ventralwärts, die untere mehr dorsalwärts. Nach GALLET (1913) sind sie zum Zeitpunkt der Befruchtung leicht campylotrop. Das äussere Integument ist infolge Gerbstoffeintragerungen intensiv rot anfärbbar. Intensiv rot anfärbbar sind auch die äussersten Zellschichten am ganzen Griffel sowie an den Karpellflanken im Bereich des Ovars. Diese Gerbstoffschicht wird jeweils über den Oeldrüsen lokal unterbrochen, wie auch an der Basis im Bereich des Discus. Nebst den inneren Oeldrüsen des Ovars, welche besonders im Kapuzenbereich zahlreich sind, gibt es je eine besonders grosse Drüse an den Spitzen der Griffeläste (Fig. 12a).

Zur Beobachtung der weiteren Ontogenese bis zur Fruchtreife stand mir kein Material zur Verfügung. Nach KAASTRA (1982) entwickelt sich das Gynoeceum zu 1-5 Teilfrüchten, mit Dehiscenzlinien entlang den Ventralnähten. Meist entwickelt sich dabei nur eine der 2 SA jedes Karpells zum reifen Samen, in seltenen Fällen aber auch beide.

b) *Erythrochiton brasiliense*

Die weissen Blüten sind sehr gross, tetrazyklisch und pentamer. Die Kelchblätter bilden eine etwa 3-4 cm lange Röhre. Auch die etwa doppelt so langen Kronblätter bilden in der unteren Hälfte, gemeinsam mit den Filamenten der episeptal stehenden Staubblätter, postgenital eine Röhre, während sie oben frei bleiben. Das Ovar wird von einem dünnen, 5-lappigen und krugförmigen Discus eingeschlossen und um mehr als seine eigene Höhe überragt (Fig. 13f).

Die Karpelle sind bis fast zur Basis der Ovarhöhlen kongenital verwachsen (Fig. 13e). Der ascidiat Abschnitt reicht von der Ovarhöhlenbasis bis zu den Plazenten, und darüber ist das Ovar wie der Griffel plikat gebaut. Auch *Erythrochiton* zeigt Anakrostyle, wobei die Griffeläste oberhalb der Ovarmitte inseriert sind und die Fruchtknoten sich nur wenig über diese Ansatzstelle aufwölben (Fig. 13c). Die Griffeläste sind von der Narbe bis zu den Insertionsstellen postgenital zum etwa 2 cm langen Griffel verwachsen. Der vergleichsweise kurze Narbenbereich bildet 5 grosse Lappen mit nicht papillöser Epidermis (Fig. 96). Ein Querschnitt durch den Griffel (Fig. 13b) zeigt 2 konzentrische Gewebazonen, begrenzt durch eine Gruppe aus 10 Lateralbündeln. Dabei wird die äussere Zone aus grossen, vakuolisierten Zellen, die innere aus plasmareichen Zellen gebildet. Diese stellt das zentrale, einheitliche TMG vom "geschlossenen" Typ dar, welches mit den rezeptiven Oberflächen des Narbenbereichs in

Kontakt steht (Fig. 13a). Somit besteht die Möglichkeit zur Bildung eines Comptitums auf der ganzen Länge des Griffels. Im Ovar geht das TMG über in die einzellige Auskleidung der Ovarhöhlen. Jedes Ovarfach beherbergt 2 übereinanderliegende SA, deren äussere Integumente infolge von Gerbstoffeinlagerungen intensiv rot anfärbbar sind. Im Ovar sind die Dorsalmediani gegenüber den andern dorsalen Leitbündeln deutlich stärker ausgeprägt. Auch der krugförmige Discus wird durchzogen von einer Gruppe ringförmig angeordneter Leitbündel (Fig. 13c-e). Neben den inneren Oeldrüsen des Ovars ist auch eine Gruppe von wenigen, ringförmig angeordneten Oeldrüsen an der Basis des Discuskruges zu sehen.

Nach ENGLER (1931) entwickelt sich das Gynoeclum zu kaum zusammenhängenden, sich hülsenartig öffnenden Teilfrüchten mit je 2 Samen.

3.3.1.6. FLINDERSIOIDEAE

Diese kleine Unterfamilie mit australischer und indo-malayischer Verbreitung enthält 2 Gattungen: *Flindersia* (17) und *Chloroxylon* (1).

Flindersia

Flindersia schottiana und *F. pubescens* besitzen kleine, pentamere Blüten. Die episeptalen Staubblätter sind fertil, die epipetalen staminodial. Ein becherförmiger, 10-lappiger Discus umschliesst das Gynoeclum, und nur die Narbe schaut oben aus diesem kugelig erscheinenden Gebilde heraus (Fig. 97). Die 10 Lappen bewirken einen welligen oberen Rand des Discus. Die Filamente sind bis etwa auf das Niveau der Ovarhöhlenspitzen mit dem Discus verwachsen (Fig. 14d).

Die Gynoeclen der 2 untersuchten Arten sind im Wesentlichen gleich gebaut. Es wird deshalb nur jenes von *Flindersia schottiana* beschrieben. Wegen der starken Gerbstoffeinlagerungen waren Schnittserien nur in schlechter Qualität herstellbar. Einige Merkmale konnten nur mit Hilfe von Handschnitten beobachtet werden, und eine genaue Beschreibung der Gewebe und des Leitbündelverlaufs war unmöglich. In der Fig. 14 ist darum der als am wahrscheinlichsten vermutete Verlauf des TMG und der inneren Oberflächen eingezeichnet. Gerbstoffe befinden sich in der Epidermis und wenigen darunter liegenden Zellschichten des Discus und der Karpellflanken im Ovarbereich, in 3-5 Zellschichten zwischen der kleinzelligen Auskleidung der Ovarhöhlen und dem Exokarp, in den äusseren Integumenten sowie in den zahlreichen langen, einzelligen Haaren des Ovars (Fig. 98). Das Gynoeclum ist aus 5 epipetal stehenden Karpellen gebaut. Manchmal sind auch 6 Karpelle vorhanden, wobei aber 2 benachbarte so eng beisammen stehen, dass die epipetale Stellung der andern 4 erhalten bleibt. Die Narbe ist gross, scheibenförmig, 5-lappig und mit Sekret bedeckt (Fig. 14a). Das Gynoeclum ist bis unterhalb des Niveaus der Plazenten synkarp, darüber apokarp mit bis zur Narbenbasis postgenital verwachsenen Karpellen. Die Griffeläste sind etwa auf dem Niveau der oberen SA inseriert, und im Querschnitt durch den Kapuzenbereich (Fig. 14b) umgeben 5 freie Ovarspitzen den Griffel. Im Ovar sind die Nähte zwischen den Karpellflanken wegen der nicht sehr intensiven Verwachsung deutlich erkennbar (Fig. 14c). Zudem enthalten die Scheidewände in der Mitte wenige Schichten aus kleinen, plasmareichen Zellen. Hier werden die Dehiscenzlinien der sich bei der Fruchtreife trennenden Karpelle gebildet. Viel intensiver ist die Verwachsung im kurzen Griffel, bei welchem ein Querschnitt (Fig. 14b) 2 konzentrische Gewebezonen zeigt. Die äussere Zone wird aus grossen, vakuolierten Zellen sowie den Leitbündeln gebildet, die innere Zone aus plasmareichen Zellen. Bei dieser handelt es sich um das zentrale, einheitliche TMG der 5 Karpelle. Diese sind äusserlich noch erkennbar durch die Furchen längs des Griffels. Die Möglichkeit zur Bildung eines Comptitums besteht auf der ganzen Länge des Griffels, und das TMG ist vom "geschlossenen" Typ. Dieses geht im Ovar über in die dünne, kleinzellige Auskleidung der Ovarhöhlen. Die Plazenta ragt weit in die Ovarhöhle hinein. Je 3 SA liegen beidseitig übereinander und richten ihre Mikropylen ventralwärts (Fig. 14c). An den äusseren Ovarwänden fallen zahlreiche kleine Höcker aus kleinen, plasmareichen Zellen auf, aus denen die groben, verholzten Stacheln der Frucht entstehen. Im Ovar konnte nur je eine grosse, apikale Oeldrüse pro Fruchtblatt beobachtet werden. Vereinzelte kleinere Oeldrüsen gibt es im Discus.

Das Gynoecium entwickelt sich, als Kontrast zur kleinen Blüte, zu einer grossen, verholzten, grobstacheligen und 5-fächrigen Kapsel Frucht von etwa 15 cm Länge und 5 cm Durchmesser. Die Kapsel enthält in jedem Fach 2 Reihen mit je 3 geflügelten Samen und ein sich nicht ablösendes Endokarp (HARTLEY 1969). Sie öffnet sich 5-klappig, mit Dehlsenzlinien entlang den Scheidewänden.

Von der diözischen *Flindersia bourjotiana* wurden nur männliche Blüten untersucht. Sie besitzen lediglich einen Wirtel aus episepal stehenden Staubblättern. Das unscheinbare, stark behaarte Gynoecium (Fig. 99) ist zwar in Ovar und Griffel gegliedert, aber steril. Es ist in einen grossen, 10-lappigen Discus eingesenkt.

3.3.1.7. TODDALIOIDEAE

Die 24 Gattungen und etwa 180* Arten der Unterfamilie werden in einer einzigen Tribus, den Toddalieae, zusammengefasst (ENGLER 1931). Sie werden weiter in die Subtriben Phellodendrinae, Pteleinae, Oriciinae, Toddaliinae und Amyridinae gegliedert. Aus der 1. Gruppe wurde *Phellodendron* (10) untersucht, aus der 2. Gruppe *Ptelea* (3) und aus der 4. Gruppe die Gattungen *Toddalia* (1), *Acronychia* (44), *Halfordia* (4) und *Skimmia* (5-6).

a) *Phellodendron amurense*

Die unscheinbaren Blüten sind tetrazyklisch und haplostemon. Beim hier untersuchten weiblichen Exemplar sind die Blüten zu etwa 60% 5-zählig, zu etwa 35% 6-zählig und zu etwa 5% 7-zählig. Nach ENGLER (1931) dagegen sind die beiden Perianthkreise je 5-8-zählig, das Androeceum 5-6-zählig, und das auf einem Gynophor sitzende Gynoecium (Fig. 15g) 5-zählig. Im Unterschied zum weiblichen fand ich bei einem männlichen Exemplar, wie GUT (1966) bei *P. japonicum*, fast nur 5-zählige Blüten, und nur vereinzelt 6-zählige.

Bei der weiblichen Blüte ist die Karpellstielzone zu einem säulenförmigen Gynophor verdickt. Dieser enthält an der Aussenseite ein ringförmiges, nektarsezierndes Gewebe aus plasmareichen Zellen (Fig. 15f). Das Gynoecium ist bis etwa auf halbe Höhe der Ovarhöhlen synasciadat, und darüber im Bereich der Plazenten sympylat. Die plikate Zone wird vom kurzen Griffel gebildet, wobei die Griffeläste postgenital vereint sind. Nur die entlang den Karpellgrenzen markierenden Furchen dreieckförmig am Griffel überhängenden, grossen Narbenlappen (Fig. 15b) sind frei. Sie bilden eine grosse, breite und mit Sekret bedeckte Narbe. Das Gynoecium ist anakrostyl. Apikal hat das Ovar ringförmig angeordnete Höcker (Fig. 15c). Weiter unten sind zwischen den Ventralnähten im Griffel und den Ovarhöhlen oberhalb der Plazenten Apikalsepten ausgebildet. Unterhalb der freien Narbenlappen sind die Griffeläste ein kurzes Stück nur an den Karpellflanken verwachsen, so dass in der Mitte ein Kanal zu sehen ist (Fig. 15a). Wie die ganze Narbenoberfläche (Fig. 101a) ist auch die Oberfläche dieses Kanals papillös. In diesem Bereich besteht die Möglichkeit zur Bildung eines kurzen Compitums. Schon im nächsten Querschnitt (Fig. 15b), wo noch die Spitzen der überhängenden Narbenlappen zu sehen sind, ist der Kanal auch im Zentrum verschwunden, und das TMG bildet 5 getrennte Aeste. Dieses ist mehrschichtig, vom "geschlossenen" Typ, und zieht ähnlich wie bei *Zanthoxylum* entlang dem dorsalen Ende der Ventralnähte zum Ovar. Jedes Ovarfach enthält eine SA, die im oberen Drittel der Ovarhöhlen ansetzt und ihre Mikropyle nach oben richtet (Fig. 15g). Auswüchse der Plazenten in die Ovarhöhlen hinein vermitteln zwischen TMG und Mikropyle. Die äusseren Epidermen der äusseren Integumente sind infolge Gerbstoffeinlagerungen intensiv rot anfärbbar (Fig. 15e). Rot anfärbbar ist auch die Epidermis an den Karpellrücken im Bereich des Ovars sowie das zentrale Achsengewebe unterhalb des Niveaus der Plazenten (Fig. 15f). Oeldrüsen sind zum Zeitpunkt der Anthese noch keine differenziert, doch ist deren spätere Anordnung bereits erkennbar durch Flecken plasmareicher Zellen innerhalb des Parenchyms. Zahlreiche kleine Einbuchtungen an der äusseren Oberfläche des Ovars zeigen die Stellen, wo die inneren Oeldrüsen gebildet werden (Fig. 101b).

Das Gynoecium entwickelt sich zu einer kleinen, eiförmigen, 5- (oder 6-)furchigen Steinfrucht von etwa 8-10 mm Durchmesser. Bei 5-fächrigen Früchten entwickeln sich alle Fächer und Samen gleichermassen, bei 6-fächrigen bleiben 2 Fächer eng und unentwickelt. Jedes Fach enthält einen hängenden Samen.

Das Gynoecium der männlichen Blüte ist stark reduziert (Fig. 100). Die Karpelle sind nicht deutlich in Griffel und Ovar gegliedert und nur an der Basis vereint. Auch SA werden nicht gebildet. Zwischen den Karpellen bildet die Blütenachse einen kleinen, freien Kegel. Das Gynoecium geht nach unten in den Gynophor über, welcher grösser ist als bei der weiblichen Blüte und so auch eine ausgedehntere nektarsezernierende Gewebzone bildet. In der Mitte der Griffeläste wird je eine grosse, aber nur schwach entwickelte Oeldrüse gebildet, während weiter unten keine mehr zu finden sind. Das Gynoecium der männlichen Blüten von *Phellodendron amurense* gleicht damit auffallend jenem bei *Eudora*.

b) *Ptelea trifoliata*

Die weissen Blüten sind polygam (BAILEY 1962) und meist pentamer, gelegentlich tetramer. Die in dieser Arbeit untersuchten Blüten sind alle weiblich, wobei sie episepal stehende Staminodien und ein Gynoecium aus 2 epipetal stehenden Karpellen besitzen.

An der Basis des Gynoeciums und deutlich von diesem abgesetzt ist ein wulstartiger, nektarsezernierender Discus ausgebildet (Fig. 16d,e). Die Karpellrücken sind im Bereich des Ovars in schmale Flügel ausgeweitet, welche sich, etwas weniger ausgeprägt, bis in den unteren Teil des Griffels fortsetzen. Das Gynoecium ist akrostyl. Der kurze Griffel bildet seine plikate Zone, wobei die Griffeläste postgenital vereint sind. Nur an der Spitze sind sie frei, so dass 2 kleine, mit Sekret bedeckte Narbenlappen gebildet werden (Fig. 106a). Darunter kann der symplicate Abschnitt bis zu den Plazenten verfolgt werden. Hier und auch im plikaten Bereich verschmelzen die 2 Stränge des "geschlossenen" TMG zu einem zentralen, einheitlichen Gewebe (Fig. 16a,b). Das Compositum kann also über die ganze Länge zwischen Griffelspitze und Plazenta gebildet werden. Im Ovar geht das TMG über in die kleinzellige Auskleidung der Ovarhöhlen. Die beiden Ovarfächer enthalten je 2 nebeneinanderstehende SA, die vertikal leicht gegeneinander verschoben in der Mitte der Ovarhöhlen je an einem der beiden Karpellränder ansetzen (Fig. 16c). Sie sind nach MAURITZON (1935) fast campylotrop, mit nach oben und aussen gerichteter Mikropyle. Es sind 2 Formen von Oeldrüsen vorhanden: einerseits zahlreiche innere Drüsen im Ovar und etwas weniger zahlreich in den Flügeln, andererseits äussere Drüsen, welche an den Ansatzstellen der Flügel liegen, und zwar im oberen Teil des Fruchtknotens deutlich dichter als im unteren Teil (Fig. 106b). Im Ovar wie in den Flügeln ist die Epidermis gerbstoffhaltig, nicht aber im Griffel und im Discus. Auch die äusseren Integumente enthalten Gerbstoffe.

Der Fruchtknoten entwickelt sich zu einer trockenen, 2-fächerigen Frucht mit hartem Endokarp. Nur eine SA pro Fruchtfach entwickelt sich zum reifen Samen; nach BAILEY (1962) ist es die obere. MC LEOD & MURPHY (1977) beobachteten meist sogar nur einen reifen Samen pro Frucht, und nur bei 10 % der Früchte einen in jedem Fruchtfach. Die dünnen, häutigen Flügel weiten sich weiter aus und sind schliesslich im Querschnitt etwa 6-8 mal so gross wie die eigentliche Frucht. Die Früchte werden vom Wind verbreitet als "Scheibenflieger", welche im Gleitflug den Boden erreichen (ULBRICH 1928).

c) *Skimmia*

Die Blüten sind eingeschlechtig, tetrazyklisch und tetramer, gelegentlich aber mit einem dreizähligen Gynoecium. Männliche Blüten standen mir sowohl von der weissblütigen *Skimmia japonica* wie von der rötlich blühenden *Skimmia x foremannii* zur Verfügung. Das stark reduzierte Gynoecium bildet nur 4 epipetal stehende, aus dem grossen, 4-lappigen Discus hervortretende Höckerchen (Fig. 119). Die weiblichen Blüten von *Skimmia japonica* besitzen in episepalen Position 4 Staminodien mit verkümmerten Antheren. An der Basis des 4-karpelligen Gynoeciums befindet sich ein wulstförmiger, nektarsezernierender Discus (Fig. 17f).

Das Gynoecium erscheint bis zu den im oberen Teil der Ovarhöhlen befindlichen Plazenten synascidial (Fig. 17e). Darüber erstreckt sich der symplicate Bereich bis etwa zur Griffelbasis. Das Gynoecium ist akrostyl. Der Griffel ist relativ dick und wenig länger als das Ovar. In dessen Mitte befindet sich ein enger Kanal (Fig. 17a,b). Zwischen den Karpellen sind hier keine Nähte zu erkennen, obwohl die Vereinigung auf der ganzen Länge des Griffels postgenital erfolgte. Die Vereinigung erfolgt meist an einer der 4 Berührungsflächen der Karpellflanken weniger intensiv als an den andern 3, so dass der Griffel im oberen Teil aufgeschlitzt erscheint (Fig. 118). Die Narbe ist aus 4 grossen, freien Lappen gebaut und

sitzt leicht schräg dem Griffel auf. Die Möglichkeit zur Bildung eines kurzen Compitums besteht im Narbenbereich, dabei allerdings unterbrochen im Bereich des erwähnten Schlitzes. Das mehrschichtige TMG ist vom "geschlossenen" Typ und durchzieht den Griffel in 4 getrennten Strängen entlang den Ventralnäten bis zu den Plazenten. Im Ovar steht es in Verbindung mit der kleinzelligen Auskleidung der Ovarhöhlen (Fig. 17d). Jedes Ovarfach enthält eine SA mit nach oben gerichteter Mikropyle. Sie füllt in meinen Schnittserien die ganze Ovarhöhle aus, und eine zweite, sich nicht weiter entwickelnde SA konnte ich im Gegensatz zu GUT (1966) nicht sehen. Die je 2 Lateralbündel pro Karpell spalten sich in den Griffelästen nochmals auf, so dass je 4 Leitbündel pro Karpell bis zur Narbenbasis ziehen (Fig. 17b,c). Zahlreiche innere Oeldrüsen befinden sich nicht nur im Bereich des Ovars, sondern auch im unteren Drittel des Griffels.

Das Gynoecium entwickelt sich zu einer roten, kugeligen Steinfrucht von etwa 10 mm Durchmesser und mit fleischigem Exokarp. Nicht jedes der 4 Fruchtfächer wird bei der Entwicklung gleich stark gefördert, und bei der Fruchtreife enthalten meist nur 2 von ihnen einen reifen Samen, gelegentlich aber auch 1, 3 oder selten alle 4. Die Verbreitungsweise der Diasporen dürfte Ornithochorie sein. Kugelige Steinfrüchte mit fleischigem Exokarp sind ein gemeinsames Merkmal der Toddaliinae. Diese unterscheiden sich äusserlich vor allem in der Farbe und der Grösse. So ist die 5-fächrige *Toddalia asiatica* orange-beige mit etwa 10 mm Durchmesser, und die 4-fächrige *Halfordia kendack* rötlichbraun mit etwa 12 mm Durchmesser. Die ebenfalls 4-fächrige *Acronychia littoralis* ist braun, hat einen Durchmesser von etwa 20 mm, und ist ausserdem filzig behaart und hat 4 Längsfurchen.

d) *Acronychia*

Untersucht wurden die tetrameren Blüten von *Acronychia laevis* und *A. imperforata*, sowie Früchte von *A. littoralis*. Deren Gynoecien sind ähnlich gebaut wie bei *Skimmia*, weshalb hier nur die wichtigsten Unterschiede aufgeführt werden. Der wulstförmige Discus ist wesentlich dicker und 4-lappig. Der symplicate Bereich des Gynoeciums erstreckt sich von der Höhe der Plazenten an bis fast zu den Ovarspitzen. Wegen der Akrostylie und der auf ihrer ganzen Länge postgenital vereinten Griffeläste bilden die 4 freien Ovarspitzen brückenartige Gebilde zwischen der symplicaten Zone und dem Griffel (Fig. 112a). Die Narbe ist klein und 4-lappig (Fig. 112b). An der Griffelbasis sitzt ein markanter Haarkranz. Die postgenitale Vereinigung der Griffeläste ist so intensiv, dass ein zentrales, einheitliches TMG vom "geschlossenen" Typ entsteht. Somit besteht auch die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums auf der gesamten Länge des Griffels. Jedes Ovarfach enthält 2 übereinanderstehende SA, wobei die obere ihre Mikropyle ventralwärts und leicht nach oben richtet, die untere dorsalwärts und deutlich nach oben. Die je 2 Lateralen eines Karpells rücken im Griffel so dicht zusammen, dass sie einen Ventralmedianus vortäuschen. Die Oeldrüsen sind im Ovar klein und zahlreich, kommen aber im Gegensatz zu *Skimmia* im Griffel nicht vor. Dafür werden vereinzelte auch im Discus gebildet. In die Ovarhöhlen hinein wachsen bei *Acronychia laevis* auch zahlreiche Würzchen, ähnlich den frühesten Anlagen der Pulpa-Emergenzen bei *Citrus*. In der reifen Frucht von *Acronychia littoralis* sind diese Würzchen klein und unentwickelt. Früchte von *Acronychia laevis* standen mir leider keine zur Verfügung.

3.3.1.8. CITROIDEAE (AURANTIOIDEAE)

Die Unterfamilie enthält 30 Gattungen mit etwa 170* Arten. ENGLER (1931) fasst sie in der Tribus Aurantieae zusammen, die er weiter in 2 Subtriben gliedert. SWINGLE (1938) bildet dagegen 2 Triben und 8 Subtriben. Untersucht wurden aus den Clauseneae die Gattungen *Glycosmis* (ca. 50), *Murraya* (4) und *Clausena* (23), aus den Citreae die Gattungen *Poncirus* (1), *Citrus* (ca. 16) und *Fortunella* (4-5).

a) *Murraya paniculata*

Die grossen, weissen Blüten sind pentamer. Die Filamente der episepal stehenden Staubblätter sind erheblich länger als die der epipetal stehenden. Das Gynoecium enthält 2 (-3) Karpelle (nach ENGLER (1931) sind es 2-3-5 Karpelle). Die synascidiate Karpellstielzone ist basal zu einem polsterförmigen Discus verdickt (Fig. 18f). Im Querschnitt (Fig. 18e) bildet diese Zone konzentrische Gewebezonen, nämlich eine innere aus grossen, vakuolisierten Zellen und eine äussere aus plasmareichen, nektarsezernierenden Zellen.

Das Gynoecium ist etwa bis zur Basis der quaderförmigen Narbe synkarp. Die Griffeläste sind nur am Narbenapex frei. Es ist keine deutliche Gliederung in Ovar und Griffel erkennbar (Fig. 122). Dennoch liegt eine undeutliche Anakrostylie vor, wobei das kompakte Dach aus kapuzenförmig aufgewölbtem Ovar und Griffel den allmählichen Uebergang vortäuscht. In Längs- und Querschnitten (Fig. 18c,f) ist dies indirekt erkennbar durch die im Ovar vorkommenden Oeldrüsen, welche zum Zeitpunkt der Anthese noch nicht fertig ausdifferenziert sind. Je 2 besonders grosse, schon zur Anthese ausgereifte Oeldrüsen, befinden sich beidseits des Ventralpaltes in jedem Narbenlappen (Fig. 18a). Auch im Discusgewebe gibt es zahlreiche, zum Zeitpunkt der Anthese ebenfalls ausgereifte Oeldrüsen. Die Narbe ist mit Sekret bedeckt (Fig. 123). Ihre Papillen kleiden sowohl die Narbenoberfläche als auch den kurzen apikalen Griffelkanal aus. Das TMG ist vom "halbgeschlossenen" Typ. Es zieht in 2 Strängen entlang den Ventralpalten (Fig. 18b) durch den etwa 7 mm langen Griffel bis zum Ovar, wo es in lange, in die Ovarhöhle hineinragende Haare übergeht (Fig. 18d). Ein kurzes Compitum kann nur im Narbenbereich gebildet werden. In jedem Ovarfach fand ich eine SA mit nach oben gerichteter Mikropyle. Nach ENGLER (1931) sind es in jedem Fach 1-2 übereinanderstehende oder fast kollaterale SA. Der Obturator wird gebildet aus einzelligen Haaren am Funiculus. Diese bilden die Fortsetzung der Epidermis des Griffelkanals. Wie die andern untersuchten Vertreter der Citroideae sind bei *Murraia* im Ovar die Dorsalmediani gegenüber den andern dorsalen Leitbündeln sehr ausgeprägt und unreduziert.

Nach dem Abfallen des Griffels reift das Gynoecium heran zu einer roten, fast kugeligen Beere von etwa 1 cm Durchmesser. Jedes Fach der meist 2-fährigen Frucht besitzt nur einen reifen Samen. BOESEWINKEL (1978) fand gelegentlich auch 2 reife Samen pro Fach. Das Endokarp entwickelt sich zu einer schleimabsondernden Pulpa (HARTL 1957). Die Schleimzotten ähneln einem unentwickelten Zustand der Saftschläuche von *Citrus*. Die reifen Beeren bleiben am Strauch.

b) *Glycosmis*

Auch bei den pentameren Blüten von *Glycosmis trifoliata* (mit 4-5-fährigem Ovar) und *G. pentaphylla* (mit 3-fährigem Ovar) scheint das Gynoecium nicht in Ovar und Griffel gegliedert zu sein. Im Vergleich zu *Murraia* ist der Griffel aber wesentlich kürzer, und die Narbe gegenüber diesem nicht verbreitert. Dadurch bildet das Gynoecium oberhalb der Ovarmitte einen Kegelstumpf. Bei *Glycosmis trifoliata* ist die Narbe schalenförmig, bei *G. pentaphylla* eher halbkugelförmig. Neben den kleinen, im Ovargewebe eingebetteten Oeldrüsen ist je eine speziell grosse pro Karpell dorsal vom TMG an der Ovarspitze vorhanden. Im Gegensatz zu *Murraia* gibt es aber bei *Glycosmis* im Narbenbereich keine Oeldrüsen, und bei *G. trifoliata* auch im Discusgewebe nicht. Die den Griffel versorgenden Lateralen sind bei *Glycosmis trifoliata* teilweise auf ihrer ganzen Länge, bei *G. pentaphylla* bis zur Griffelbasis zu Synlateralen verschmolzen. Jedes Ovarfach enthält eine hängende SA mit nach oben und dorsalwärts gerichteter Mikropyle. Der Obturator wird gebildet durch haarförmig gestreckte Epidermiszellen, welche die Fortsetzung der Epidermis des Griffelkanals bilden (BOESEWINKEL & BOUMAN 1978). Der wulstförmige Discus wird durch eine basale Verdickung der Karpellstielzone gebildet.

Das Gynoecium von *Glycosmis* entwickelt sich zu einer kleinen, einsamigen Beere. Der Griffel persistiert, macht jedoch im Gegensatz zum Ovar nach der Anthese kein Wachstum mehr durch.

c) *Clausena lansium*

Bei der pentameren Blüte ist die Gliederung in Ovar und Griffel auch äusserlich deutlich zu sehen. Die Fruchtknotenkapuzen sind zuoberst weder mit dem Griffel noch untereinander vereint. Weiter unten sind Apikalsepten ausgebildet. Wie bei *Glycosmis* ist die 5-lappige Narbe gegenüber dem Griffel nicht verbreitert (Fig. 127b). Statt eines wulstartigen Discus hat *Clausena lansium* einen kurzen Gynophor. Jedes Ovarfach enthält 2 übereinanderliegende SA mit nach oben und ventralwärts gerichteter Mikropyle. Die Plazenta befindet sich etwa auf der Höhe der Ovarhöhlenmitte. Das äussere Integument der SA enthält Gerbstoffe. Am ganzen Ovar gibt es zahlreiche Emergenzen, welche äussere Oeldrüsen enthalten und dichte Büschel aus langen, einzelligen und nach oben gerichteten Haaren tragen (Fig. 127a,c). Innere Oeldrüsen befinden sich, deutlich unterhalb der Narbe, im obersten Teil des Griffels (je 2 pro Karpell), wie auch vereinzelt auf der Höhe der Ovarhöhlenbasis. Einzellige Haare kommen auch auf dem unteren Teil des Griffels vor.

d) *Poncirus trifoliata*

Die grossen, weissen Blüten sind zumindest im Kelch- und Kronbereich pentamer. In 2 weiteren Wirteln alternieren 5x3 epipetale mit 5 episepalen Staubblättern, jene mit etwas kürzeren Filamenten. Die Zahl der Karpelle variiert zwischen 5 und 8; bei meinem Material waren es meist 7, bei dem von BOESEWINKEL (1978) 6.

An der Basis des Gynoecliums ist ein wulstartiger Discus ausgebildet (Fig. 19g), welcher die Karpellstielzone ringförmig umfasst (Fig. 19f). Der Discus besteht aus einem kleinzelligen, nektarsezierenden Gewebe. Die Narbe ist gross, kugelförmig und mit Sekret bedeckt (Fig. 135b). Sie ist etwa gleich lang wie der übrige Griffel. Die Karpelle sind nur an der äussersten Spitze frei, sonst aber kongenital verwachsen. Es liegt Anakrostyle vor. Zwischen Fruchtknotenkapuze und Griffel, das heisst zwischen den Ovarhöhlen und Ventralspalten (Fig. 19c), sind Apikalsepten ausgebildet. Ein zentraler Griffelkanal ist nur in der obersten Zone des Griffels zu sehen (Fig. 19a). Hier treten die einzelnen Narbenlappen miteinander in Verbindung, so die Bildung eines kurzen Comptums ermöglichend. Das TMG zieht entlang der Ventralspalten zum Ovar (Fig. 19b). Es ist vom "halbgeschlossenen" Typ. Die Verbindung zwischen dem TMG und der Mikropyle wird durch lange, einzellige Haare am Funiculus übernommen. Diese stellen die Fortsetzung des epidermalen TMG dar (Fig. 19e). Die SA haben nach oben und ventralwärts gerichtete Mikropyle. Sie sitzen zweireihig in den Ovarfächern, wobei jede Reihe meist 4 SA umfasst (Fig. 19d,g). Ventral sind je 2 die unteren SA versorgende, schon auf der Höhe des Discus von den Karpellspurstämmen abzweigenden Plazentarbündel zu Ventralmediani vereint. Die Leitbündel zu den oberen SA zweigen auf der Höhe der Plazenten von den Lateralen ab. Die im Ovar meist zu Synlateralen vereinten Lateralen laufen, wieder voneinander getrennt, in den Griffel hinauf. Das Ovar ist dicht überzogen von einzelligen und gerbstoffhaltigen Haaren. Am Griffel ist diese Behaarung weniger dicht, und auf der Narbe fehlt sie ganz (Fig. 135a).

Der Fruchtknoten entwickelt sich zu einer gelben, filzig behaarten Beere von etwa 4 cm Durchmesser. Die äussersten 5-10 Zellschichten des Ovars werden zur dünnen Rinde, und aus der kleinzelligen Auskleidung der Ovarhöhlen gehen lange, saftreiche Emergenzen hervor, welche die in der Citrus-Verwandtschaft charakteristische Pulpa bilden. Die Samen bilden eine harte Testa. Die Früchte duften stark und fallen bei der Reife vom Baum. Die Verbreitungsweise dürfte Endozoochorie sein.

e) Citrus

Die pentameren Blüten von *Citrus medica* sind meist zwittrig, gelegentlich aber infolge unvollständiger Entwicklung des Gynoecliums auch männlich. Es alternieren 5x3 epipetale mit 5 episepalen Staubblättern. Nach GUT (1966) kann bei *Citrus aurantium* die Anzahl Staubblätter infolge Spaltung der epipetalen Primordien etwa 20-60 erreichen. Im Gegensatz zu *Poncirus trifoliata*, aber in Übereinstimmung mit den Citrus-Arten *C. limonia*, *C. reticulata*, *C. aurantium*, *C. sinensis* und *C. paradisi*, sowie mit *Fortunella japonica*, sind die Filamente beider Wirtel unregelmässig zu mehreren flächigen Büscheln vereint.

Der Bau des Gynoecliums von *Citrus medica* ist grundsätzlich ähnlich jenem von *Poncirus trifoliata*, doch gibt es auch Unterschiede:

- Die Karpellzahl ist grösser.
- Die Ovarhöhlen sind schmaler, was mit der grösseren Karpellzahl zusammenhängen dürfte.
- Die Narbe ist relativ zum Griffel kürzer und bildet eine "Röhrennarbe" (Fig. 139b,c).
- Der Griffelkanal erstreckt sich über etwa 2/3 der gesamten Länge des Griffels.
- Vereinzelte Oeldrüsen werden auch im Griffel gebildet.
- Die Oberflächen von Ovar und Griffel sind unbehaart.
- Neben den Lateralen durchziehen auch die Dorsalmediani den Griffel.
- Die Lateralen sind auch im Griffel bis fast zu seinem Apex zu Synlateralen vereint.

— Auch die unteren SA werden direkt von den Lateralen aus versorgt.

Es werden bei *Citrus* im Unterschied zu *Poncirus* keine Apikalsepten gebildet, doch sind die Ovarien aufgewölbt, wobei die so gebildeten Kapuzen bis zuoberst mit dem Griffel zu einem kompakten Ovardach vereint sind. Die Aufwölbung der Ovarien über die Griffelansatzstelle kann also bei allen in dieser Arbeit untersuchten Citrinae beobachtet werden, wobei das Ausmass zwischen den Arten graduell abnimmt. Sie ist bei *Poncirus trifoliata* und *Citrus medica* am ausgeprägtesten, bei *C. aurantium* und *C. limonia* am geringsten, während sie bei *C. reticulata*, *C. sinensis*, *C. ichangensis*, *C. paradisi*, *Fortunella japonica* und *P. hybridus* eine Zwischenstellung einnimmt.

Auch die andern aufgeführten Unterschiede zwischen *Poncirus trifoliata* und *Citrus medica* sind Extremformen einer graduellen Differenzierung innerhalb der Citrinae. Die durchschnittlichen Karpellzahlen (*Fortunella japonica* ca. 6, *Poncirus trifoliata* ca. 7, *Citrus mitis* ca. 8, *C. reticulata* ca. 9, *C. sinensis* ca. 10, *C. medica* ca. 12) scheinen dabei korreliert zu sein mit der Grösse der reifen Frucht. Nach BIERMANN (1896) variieren auch andere Merkmale in dieser Weise, so die Dicke der Fruchtschalen und die Anzahl Embryonen pro Samen. Wie bei *Poncirus* beträgt die Anzahl SA je Karpell bei den meisten *Citrus*-Arten 2x4. Das Gynoeceum von *Poncirus hybridus* (= *P. trifoliata* x *Citrus aurantium*) liegt in mehreren Merkmalen intermediär zwischen seinen Eltern, so in der Dichte der Behaarung, in der mittleren Karpellzahl und in der Form der Narbe. *C. reticulata* bildet an der Griffelspitze je 2 Oeldrüsen pro Karpell.

Bemerkenswert ist das unfertige Gynoeceum der männlichen Blüten von *Citrus medica* (Fig. 140), bei welchen die Reduktionen verschiedene Ausmasse erreichen können. Dies zeigt sich vor allem darin, dass sich die Griffeläste manchmal vereinigen und manchmal frei bleiben, sowie dass die Lateralen manchmal schon im oberen Teil des Fruchtknotens auslaufen und manchmal bis in die Griffeläste ziehen. Eine papillöse Narbe dagegen wird nie gebildet, und die Dorsalmediani sind wie bei den zwittrigen Blüten immer fertig ausdifferenziert. Die SA sind immer angelegt, jedoch undifferenziert. Nach WILMS et al. (1983) erreichen bei *Citrus limon* auch bei weiblich fertilen Blüten nur wenige SA ein befruchtungsfähiges Stadium, und die weitere Entwicklung von Griffel und Narbe ist abhängig von der An- oder Abwesenheit eines rezeptiven Embryosacks. Gegenüber den zwittrigen Blüten ist der Discus im Vergleich zum Gynoeceum erheblich grösser. Ausserdem werden im Gynoeceum keine Oeldrüsen gebildet. Dies hat GUT (1966) schon für *Citrus sinensis* dargestellt. Nach SAUNDERS (1937) entsteht dieses reduzierte Gynoeceum durch Unterdrückung des inneren, fertilen Karpellwirtels, so dass sich die äusseren, sterilen Karpelle an den Rändern nicht zu vereinigen vermögen. Dadurch bekommt das Gynoeceum eine fingerförmige Struktur ohne Ovarhöhlen und SA.

Nach dem Abbrechen des Griffels (Fig. 139a) entwickelt sich das Gynoeceum zur bekannten Beerenfrucht mit ihrer Pulpa aus saftreichen Emergenzen. Der wichtigste Unterschied zu *Poncirus* ist die dickere, unbehaarte Rinde. Die Verbreitungsweise ist Endozoochorie.

f) *Fortunella japonica*

Die Blüten gleichen weitgehend jenen von *Citrus*. Im Gynoeceum unterscheiden sie sich von ihnen vor allem durch die sich über die halbe Länge des Griffels erstreckende, einen Hohlzylinder bildende "Röhrennarbe" (Fig. 141a,b) mit einem tiefen, papillösen Griffelkanal, also durch die Möglichkeit zur Bildung eines ausgedehnten Compitums, sowie durch die nur je 2 SA pro Ovarfach. Wie bei *Citrus reticulata* werden an der Griffelspitze je 2 Oeldrüsen pro Karpell gebildet. Auch die orangefarbenen Beerenfrüchte sind weitgehend mit jenen von *Citrus* zu vergleichen, haben aber einen Durchmesser von nur etwa 2 cm.

3.3.2. SURIANACEAE

Suriana maritima ist der einzige Vertreter dieser von den Simaroubaceae abgetrennten Familie (GUTZWILLER 1961).

Suriana maritima

Die gelben Blüten sind pentamer. Die Staubblätter des inneren, episepalen Wirtels sind fertil und haben längere Filamente als jene des äusseren, epipetalen Wirtels. Diese sind nach GUTZWILLER (1961) in wechselnden Verhältnissen fertil, staminodial oder fehlend. Die 5 eppetal stehenden Karpelle entspringen seitlich an der Blütenachse, wodurch diese einen freien Scheitel bilden kann (Fig. 20e). Ein Discus oder Gynophor fehlt.

Das Gynoecium ist völlig apokarp und basistyl (Fig. 20e). Die Griffeläste bilden auf ihrer ganzen Länge die plikate Zone, was äusserlich durch ventrale Rinnen verdeutlicht wird (Fig. 142). Wegen der lateralen Insertion der Karpelle zeigt ein Querschnitt durch die Basis der Karpellstielzone (Fig. 20d) eine sternförmige Struktur. Nur in diesem kurzen Bereich ist das Gynoecium ascldiat. Eine genaue Beschreibung des Gynoeciums bei der Anthese und der Ontogenese vom Knospenstadium bis zur reifen Frucht machte GUTZWILLER (1961), so dass hier darauf verzichtet werden kann. Für uns wichtig ist die auch in dieser Arbeit beobachtete knieartige Krümmung der Griffeläste, durch welche sich diese im unteren Viertel annähern und hier manchmal verkleben. Eine schwache Fusion beobachtete ich auch bei meinen Objekten, und zwar nur adaxial, und nicht an den Karpellflanken. Es ist aber unsicher, ob diese Verbindung als Compitum funktionieren kann, denn die Epidermen der Griffeläste grenzen die TMG-Stränge der einzelnen Karpelle deutlich voneinander ab. Jeder Griffelast trägt eine kleine, kopfförmige Narbe (Fig. 142). Die Ventralnaht ist nur aussen geschlossen, so dass innen ein grosser Kanal gebildet wird (Fig. 20a). Dieser erstreckt sich bei meinen Schnittserien nur über die oberen 2/3 des Griffelastes, wird dann zu einem dünnen Spalt und fehlt schliesslich ganz. GUTZWILLER (1961) fand dagegen einen durchgehenden Kanal, den sie als Fortsetzung der Ovarhöhle beschrieb. Das mehrschichtige TMG ist vom "geschlossenen" Typ und kleidet den Griffelkanal aus. An der Ovarbasis geht es über in die kleinzellige, plasmareiche Auskleidung der Ovarhöhle. Zwischen ihr und den stark gerbstoffhaltigen äusseren Zellschichten ist schon zur Anthese eine deutliche Trennlinie vorhanden. Diese trennt im Laufe der Fruchtentwicklung das Endo- vom Exokarp. Die 2 in der Ovarhöhle nebeneinander stehenden SA entspringen scheinbar basal, in Wirklichkeit aber marginal auf dem Niveau der Griffelinserion (Fig. 20c). Sie haben nach oben und ventralwärts gerichtete Mikropylen (Fig. 20b,e) und sind zur Anthese noch anatrop, werden aber später campylotrop (GUTZWILLER 1961). Die Epidermis des äusseren Integuments enthält wie auch die Epidermis der Griffeläste Gerbstoffe. Die ganze Ovarhöhle ist mit Schleim gefüllt (GUTZWILLER 1961). Das Ovar ist dicht überwachsen mit langen, gerbstoffhaltigen Haaren, insbesondere im aufgebuckelten Bereich (Fig. 142).

3.3.3. SIMAROUACEAE

Die Simarouaceen werden anhand der Gynoeciumformen in 6 Unterfamilien gegliedert. Die Irvingioideae (3^o Gattungen; ca. 10^o Arten) und Picramnioideae (1;40) werden in dieser Arbeit nicht beschrieben.

3.3.3.1. RIGIOTACHYOIDEAE

Die Unterfamilie umfasst nach der Abtrennung von *Suriana* die 3 Gattungen *Rigiostachys* (3^o), *Cadellia* (1) und *Guilfoylia* (1).

Guilfoylia monostylla

Die cremefarbenen Blüten sind pentamer, mit Ausnahme des 1-zähligen Gynoeciums. GUTZWILLER (1961) fand allerdings in etwa 3/4 der von ihr untersuchten Blüten verborgen unter dem fertilen Fruchtblatt ein zweites, ganz kleines Fruchtblatt mit Griffel. Ein Discus oder Gynophor wird nicht gebildet, und das Karpell steht auf einer ebenen Basisfläche; dies im Gegensatz zu *Suriana*, wo es seitlich an der Blütenachse steht.

Das fertile Karpell ist basistyl, wodurch äusserlich eine schwanenförmige Gestalt entsteht (Fig. 143). Der Griffel bildet auf seiner ganzen Länge die plikate Zone, was äusserlich durch die adaxiale Furche zu sehen ist. Die Narbe ist kopfförmig und leicht geneigt sowie gegenüber dem Griffel verbreitert. Das im

Querschnitt (Fig. 21b) fast kreisrunde TMG ist vom "geschlossenen" Typ und durchzieht den Griffel am abaxialen Ende der Ventralnaht. An der Griffelspitze ist der Ventralspalt abaxial nicht geschlossen, so dass ein kleiner Kanal entsteht (Fig. 21a). An der Basis des Gynoeceums (Fig. 21c) geht das TMG über in die kleinzellige, plasmareiche Auskleidung der Ovarhöhlen. Die 2 an der Basis nebeneinander ansetzenden SA sind hemitrop und haben nach oben und ventralwärts gerichtete Mikropylen (Fig. 21c). Der Dorsalmedianus umfährt, in Begleitung von kleineren Leitbündeln, das Fruchtfach. Dann biegt er in den Griffel ein, wo er sich in 3 Teile aufspaltet. Zusammen mit den Lateralen durchziehen somit 5 Stränge den Griffel bis hinauf zur Narbenbasis. Gerbstoffeinlagerungen kommen in den Epidermiszellen von Griffel und äusserem Integument, sowie verstreut im Rücken des Ovars, vor.

Das zur Anthese sehr kleine Gynoeceum entwickelt sich zu einer braunen Beere von etwa 2 cm Durchmesser. Der Griffel wird abgeworfen, während der Kelch persistiert. Von den 2 SA abortiert die eine. Das Fruchtfach enthält somit nur einen grossen, am Grunde sitzenden Samen mit dünner Schale.

3.3.3.2. SIMAROUBOIDEAE

Zu dieser Unterfamilie gehören mit 19 Gattungen und etwa 110 Arten die weitaus meisten Vertreter der Simaroubeae. Sie werden in 3 Triben gegliedert. Aus den Simaroubeae wurden die Gattung *Quassia* (35) und die auch in eine eigene Tribus gestellte (z.B. PLANCHON 1846) *Harrisonia* (3-4) untersucht, aus den Picrasmeae die Gattungen *Castela* (15), *Picrasma* (8) und *Ailanthus* (5), und aus den Soulameae die Gattung *Soulamea* (9).

a) *Quassia*

Aus dieser Gattung, welche auch die früher selbstständigen Gattungen *Simarouba* und *Simaba* enthält (NOOTEBOOM 1962), wurden Knospen von *Quassia amara* sowie männliche Blüten der diözischen (cf. CRONQUIST 1944) *Q. simarouba* untersucht.

Die fleischfarbenen Blüten von *Quassia amara* sind pentamer und zwittrig. Fig. 31 zeigt das apokarpe Gynoeceum in einem späten Knospenstadium, bei welchem schon alle wesentlichen Strukturen ausgebildet sind. Sein synascidiater Bereich ist kurz und in den grossen, dicken Discus eingesenkt. Ueber dem Discusbereich sind die Karpelle frei und etwa bis zur Mitte des Ovars peltat. Das Ovar ist nur wenig über die Ansatzstelle des Griffels aufgewölbt. Die 5 Griffeläste sind auf ihrer ganzen Länge postgenital zum Griffel verwachsen, und die Narbe ist klein und kopfförmig. Die 5 beteiligten Karpelle sind äusserlich durch Einbuchtungen an den Verwachungsstellen erkennbar. Im hier beschriebenen Stadium sind im Querschnitt durch den Griffel 2 konzentrische Gewebezonen vorhanden, eine innere mit plasmareichen und eine äussere mit vakuolisierten Zellen. Die innere Zone entspricht dabei dem zentralen, einheitlichen TMG vom "geschlossenen" Typ, wie es etwa bei den Diosmeae zum Zeitpunkt der Anthese zu sehen ist. Im Uebergangsbereich Griffel-Ovar ist in der Mitte ein verzweigter Hohlraum vorhanden, und am unteren Ende der Verwachungszone sind auch im hier beschriebenen Stadium die 5 Einzelstränge erkennbar. Jedes Karpell enthält eine etwa in der Mitte der Ovarhöhle ansetzende SA. Der Griffel wird nur durch ein Leitbündel versorgt. Nach NARAYANA & SAYEEDUDDIN (1958) ist es einer der 2 Lateralen, während der andere die SA versorgt.

Nach dem Abfallen des Griffels entwickelt sich das Gynoeceum zu 5 kugelförmigen, vollständig voneinander getrennten Teilfrüchten.

Die Blüten von *Quassia simarouba* sind pentamer und diplostemon. Bei den männlichen Blüten (Fig. 148) sind die 5 Karpelle rudimentär und in den dicken Discus eingesenkt. Sie entsprechen in ihrer Entwicklung etwa dem in Fig. 144 gezeigten Ontogenese-Stadium von *Quassia amara*. Nach CRONQUIST (1944) dagegen fehlen die Karpelle. Der Blütenboden ist stark behaart.

b) *Harrisonia brownii*

Die unscheinbaren, cremefarbenen Blüten sind bei meinem Material ausschliesslich tetramer, nach ENGLER (1931) dagegen 4-5-zählig. Das Gynoeceum steht auf einem dicken, nektarseziernden Gynophor (Fig. 22f).

Das Gynoecium ist bis unterhalb der sich im oberen Drittel der Ovarhöhlen befindlichen Plazenten synascidiat, im Bereich der Plazenten symplikat, darüber plikat mit auf ihrer ganzen Länge postgenital verwachsenen Griffelästen (Fig. 22a,b,c). Das Gynoecium ist anakrostyl, wobei die Griffel auf dem Niveau der Plazenten inseriert sind (Fig. 22e). Das TMG ist vom "halbgeschlossenen" Typ. Es zieht in 4 Strängen entlang den Ventralspalten durch den Griffel und dann entlang der adaxialen Seite der Ovarhöhlen (Fig. 22d) bis zu den Plazenten. Ein kurzes Compitum kann im Bereich der scheibenförmigen Narbe gebildet werden. Jedes Ovarfach enthält nur eine SA. Sie setzt an der Spitze der Ovarhöhlen an (Fig. 22e) und hat eine ventralwärts und leicht nach oben gerichtete Mikropyle (Fig. 22f). Die Versorgung des Gynoeciums erfolgt ausschliesslich durch die Lateralen, welche bis zur Narbenbasis ziehen. Dorsalmedianl wie auch andere vertikale Leitbündel kommen nicht vor. Die Ovarwände werden durch wenige kleine, von den Lateralen abgehende Transversalbündel versorgt. In den dorsalseitigen Wänden des Ovars und später der Frucht kommen zahlreiche Oozellen vor, die im Unterschied zu jenen bei den Rutaceae verstreut im Gewebe liegen (Fig. 38) und nicht zu Oeldrüsen gruppiert sind. Sie sind besonders im Gewebe der Karpellstielzone zahlreich und kommen auch im Gynophor vor. Oozellen beobachtete ich auch in den andern Blütenteilen sowie in der Rinde des Blütenstiels.

Das Gynoecium entwickelt sich nach dem Abfallen des Griffels (Fig. 149) zu einer kleinen, 4-fächrigen Steinfrucht, wobei jedes Karpell einen kugelförmigen Abschnitt bildet. Jedes Fruchtfach enthält einen dünnwandigen Samen.

c) *Castela tweedii*

Die Art ist diözisch (CRONQUIST 1944) und besitzt tetramere und diplostemonne Blüten. Das Gynoecium der männlichen Blüte ist steril, aber doch in Ovar und Griffel gegliedert. Jedes Ovarfach enthält eine rudimentäre SA. Wie bei *Quassia amara* zerfallen die reifen Früchte von *Castela tweedii* in 3-4 eiförmige, einsamige und steinfruchtartige Teilfrüchte von etwa 1 cm Länge.

d) *Picrasma quassioides*

Die Art ist unvollständig diözisch (CRONQUIST 1944), die Blüten 4- oder 5-zählig und haplostemon. Die 1-3 Karpelle der männlichen Blüte sind einzeln in den 4- oder 5-lappigen, von Papillen überzogenen Discus eingesenkt (Fig. 150). Sie sind steril, aber dennoch in Ovar und Griffel gegliedert. Das Ovar ist behaart.

e) *Allanthus glandulosa*

Die Blüten sind pentamer (auch 6-zählig, ENGLER 1931) und unvollständig diözisch (CRONQUIST 1944). Dabei tragen männliche Bäume Blüten mit abortiven oder fehlenden Karpellen, die weiblichen Bäume Blüten ohne Stamina sowie hermaphrodite Blüten. Besonders auffällig ist der nektarseziernde Discus (Fig. 154c). Er ist sehr gross und intrastaminal (NAIR & JOSHI 1958) und scheint 2-teilig zu sein (Fig. 23h), wobei der kleinere, obere und 10-lappige Abschnitt zwischen Androecium und Gynoecium liegt (Fig. 23f), und der grössere, untere und 5-lappige Abschnitt zwischen Krone und Androecium (Fig. 23g).

Das Gynoecium ist bis fast zur Basis apokarp. Nur der untere, in den Discus eingesenkte Teil der Karpellstielzone ist verwachsen (Fig. 23f). Das Ovar ist seitlich zusammengedrückt und bildet oben und unten Flügel. Ventralmediani machen deutlich, dass es bis unterhalb der sich im oberen Teil des Ovarfaches befindenden Plazenta ascidiat ist. Darüber befindet sich der plikate Abschnitt, wobei die Griffeläste auf ihrer ganzen Länge postgenital verwachsen sind (ENDRESS et al. 1983). Diese Verwachsung erfolgt vor allem an der inneren Hälfte der Karpellflanken, wodurch der Griffel äusserlich tief 5-furchig erscheint (Fig. 154a). Auf dem Niveau der Fruchtknotenkapuzen ist ein Griffelkanal zu sehen. Die Kapuzen entstehen, weil sich die Ovarien flügelartig über die sich auf der Höhe der Ovarhöhlenmitte befindenden Griffelansatzstellen aufwölben (Fig. 23c). Bemerkenswert ist der Vegetationspunkt, welcher nach dem Erscheinen der Karpellprimordien kurze Zeit aktiv bleibt und dadurch kegelförmig zwischen den freien Karpellen erscheint (Fig. 23g,e). Die Narbe wird gebildet aus 5 freien, abstehenden Lappen (Fig. 154a,b). Die Narbenpapillen sind schon während der Anthese

nekrotisch. Das TMG ist vom "geschlossenen" Typ und zieht in 5 Strängen entlang den Ventralnähten zum Ovar (Fig. 23b). Dort geht es über in die kleinzellige, plasmareiche Auskleidung der Ovarhöhlen. Die 5 Stränge des TMG stehen nur im obersten Teil des Griffels, beim Uebergang in die Narbenlappen, miteinander in Kontakt. Hier besteht die Möglichkeit zur Bildung eines kurzen Compitums. Jedes Ovarfach enthält eine SA, deren Mikropyle nach oben und dorsalwärts gerichtet ist (Fig. 23d). Während in meinen Schnittserien kleine vertikale Leitbündel an den Karpellrücken zu sehen sind, fanden NARAYANA & SAYEEDUDDIN (1958) bei *Ailanthus excelsa* keine dorsalen Karpellbündel, sondern nur Transversalbündel in der Ovarwand.

Nach dem Abfallen des Griffels entwickeln sich die einzelnen Karpelle zu unsymmetrisch geflügelten Nüsschen. Es reifen aber nur 1-3 der 5 (oder 6) Karpelle heran, während die andern abortieren. Das Ovarfach mit dem flachgedrückten Samen liegt etwa in der Mitte der trockenen Teilfrucht. MUELLER (1955) stellt sie zu seinen Dynamikfliegern, die in der Luft schraubenförmige Drehungen ausführen.

f) *Soulamea pancheri*

Die Blüten sind polygam, tetramer und diplostemon. Die 2 Karpelle stehen auf einem tellerförmigen und 8-lappigen Discus. Die Gynoeceen der männlichen Blüten sind an der Basis vereint, sowie nicht in Ovar und Griffel gegliedert. Der Blütenboden ist schwach behaart. Stellvertretend für weibliche Blüten wurden Quer- und Längsschnittserien von reifen Früchten untersucht, denn wegen der Persistenz der Griffeläste ist es möglich, Rückschlüsse auf die Gewebestruktur zur Anthese zu ziehen. Das Gynoeceum ist bis zur Höhe der Ovarhöhlenapices synkarp. Die Griffeläste sind oberhalb der Ovarhöhlenmitte inseriert und kongenital mit den aufgewölbten Teilen des Ovars verwachsen. Eine postgenitale Vereinigung der freien Griffeläste erfolgt nicht, doch ein Compitum kann möglicherweise im symplikaten Bereich des Ovars gebildet werden. Die Narben sind gegenüber den relativ dicken Griffelästen nicht verbreitert. Das TMG ist vom "geschlossenen" Typ. Wie bei *Harrisonia* kommen zerstreut im Gewebe des Ovars zahlreiche Oelzellen vor. Die Behaarung im Bereich des Ovars ist relativ dicht und wird gegen die häutigen Flügel zu etwas schwächer. Die Ovarwände sind wegen Gerbstoffeinlagerungen intensiv rot anfärbbar. Die Früchte sind 2-fächrig und auf der Dorsalseite der Karpelle in dünne, häutige Flügel ausgezogen. Jedes Fruchtfach enthält einen Samen.

3.3.3.3. KIRKIOIDEAE

Diese Unterfamilie besteht nur aus der tropisch - afrikanischen Gattung *Kirkia* (5).

Kirkia wilmsii

Die Blüten sind klein, tetramer, tetrazyklisch und haplostemon. Das Gynoeceum ist an der Basis eingesenkt in einen dicken, wulstförmigen und 8-lappigen Discus.

Das Gynoeceum scheint bis zur Basis apokarp zu sein (Fig. 160), ist aber im Ovar synkarp, wobei es zwischen den Karpellen tief eingeschnitten ist. Diese werden im Zentrum durch ein zentrales, meristematisches Gewebe, das über die Ovarspitze hinauswächst, zusammengehalten (Fig. 24d,e,f). Dieses zentrale Gewebe endet als freies, kugelförmiges Gebilde (Fig. 24c,g), welches eingeschlossen ist von den in diesem Bereich freien Griffelästen. Das Ovar geht ohne scharfen Uebergang in den Griffel über, und die Ovarien sind nur wenig über die Griffelansatzstelle aufgewölbt. Die Griffeläste sind im unteren Drittel frei (Fig. 24b), darüber postgenital zum Griffel vereint (Fig. 24a). Die Narbe ist kopfförmig, 4-lappig und mit Sekret bedeckt. Das Compitum kann nur im kurzen Narbenbereich gebildet werden. Das mehrschichtige TMG ist vom "geschlossenen" Typ und verläuft in 4 getrennten Strängen entlang den Ventralnähten zu den Ovarien. Die Verbindung zu den Mikropylen erfolgt über Auswüchse der Funiculi. Jedes Ovarfach enthält eine hängende SA (Fig. 24d). Die Mikropylen sind nach oben und leicht dorsalwärts gerichtet. Neben den Lateralen ziehen auch die Dorsalmediani in den Griffel, doch laufen sie an dessen Basis aus. An den Karpellflanken liegen zwischen den dorsalen Leitbündeln und den Lateralen scheibenförmige, intensiv rot anfärbbare Bereiche (Fig. 24d,e,f).

Die Frucht teilt sich nach dem Abfallen des Griffels in 4 nicht aufspringende Kokken, welche gelenkig an einer zentralen Achse (Karpophor) hängen. Die etwa 10 mm langen und 5 mm breiten Teilfrüchte sind

einsamig. Die Früchte von *Kirkia acuminata* unterscheiden sich von denen bei *K. wilmsii* vor allem in der Grösse; ihre Teilfrüchte messen etwa 20/10 mm. Der Karpophor entsteht aus dem zum Zeitpunkt der Anthese noch stark meristematischen, zentralen Gewebe des Gynoeciums. Er wird an seiner Basis krugenförmig vom Discus umschlossen.

3.3.3.4. ALVARADOIDEAE

Auch diese Unterfamilie enthält nur eine Gattung, nämlich die neuweltliche *Alvaradoa* (5).

Alvaradoa amorphoides

Die Blüten sind pentamer und apetal (ENGLER 1931). Für die Untersuchungen stand mir lediglich Herbarmaterial zur Verfügung. Die männlichen Blüten haben 5 mit den Sepalen alternierende Staminodien. Die 5 Staubblätter stehen episepal. Karpelle werden keine gebildet.

Die weiblichen Blüten enthalten nur 3 Karpelle. Das Gynoecium ist im Ovar synkarp. Die Karpellstielzone ist eingesenkt in einen kleinen, wulstförmigen und tief 5-lappigen Discus. Von den 3 Karpellen sind 2 kleiner und steril. Sie tragen einen dichten, medianen Haarsaum, und ihre Ovarfächer enthalten keine SA. Das fertile Karpell enthält 2 SA, welche an der Basis der Ovarhöhle ansetzen und ihre Mikropyle nach unten richten. Die sterilen Karpelle besitzen an der Spitze je einen aus den verkümmerten Griffelästen gebildeten Zahn. Zwischen diesen Zähnen befindet sich der kurze Griffelast des fertilen Karpells, wobei dessen Narbe unterhalb dem Niveau der Zahnspitzen liegt. Es gibt keine postgenitale Vereinigung der Griffeläste.

Das Gynoecium entwickelt sich zu einer trockenen, geflügelten Frucht. Die am Rande weichhaarigen Flügel entstehen aus den sterilen Karpellen. Der Griffel und die 2 Zähne persistieren, und von den 2 SA entwickelt sich nur eine zum reifen Samen.

3.4. ONTOGENESE DES GYNOCIIUMS BIS ZUR ANTHESE

Bei allen nachfolgend beschriebenen Formen wird der Discus oder Gynophor kurze Zeit nach den Karpellanlagen gebildet. Nach BEILLE (1901) erscheint er bei allen von ihm untersuchten "Disciflores" in der Ontogenese zuletzt, und zwar als Anschwellung des Blütenbodens zwischen Androecium und Gynoeceum.

3.4.1. RUTACEAE

Es wird die Ontogenese bei den verschiedenen Formen des Gynoeceums (siehe Kapitel 3.1.) beschrieben:

- Apokarpie ohne postgenitale Verwachsung der Griffeläste (*Zanthoxylum*).
- Apokarpie mit postgenitaler Verwachsung des apikalen Bereichs des Griffels (*Choisya*).
- Apokarpie mit postgenitaler Verwachsung fast auf der ganzen Länge des Griffels (*Eriostemon*).
- Teilweise Apokarpie im Ovar und postgenitale Verwachsung auf der ganzen Länge des Griffels (*Ruta*).
- Sympokarpie im Ovar und Apokarpie mit postgenitaler Verwachsung im Griffel (*Skimmia*).
- Kongenitale Verwachsung der Karpelle bis zur Narbenbasis und postgenitale Verwachsung im Narbenbereich (*Poncirus*).

a) *Zanthoxylum simulans* (Fig. 39-41)

Die Karpelle werden nach VAN HEEL (1983) sukzessiv und zentripetal gebildet, wobei die zuletzt angelegten Primordien abortieren. Die verbleibenden Karpelle erscheinen erst später in wirteliger Anordnung. Im übrigen verläuft die frühe Entwicklung ähnlich wie bei *Choisya* (siehe nächsten Abschnitt). Durch hyponastische Krümmung nähern sich die Karpelspitzen über dem Blütenzentrum, und infolge gleichzeitigem Breitenwachstum der Karpellwände entsteht das bauchige Ovar. Die freien Karpelspitzen gliedern schon früh die Griffeläste ab und bilden die Narbenpapillen. Die einander angenäherten Griffeläste fusionieren nicht, und im Gegensatz zu den andern hier beschriebenen Rutoideae findet anstelle der Förderung der Dorsalseiten in ihrem apikalen Wachstum nun eine Förderung der Ventralseiten statt, so dass bis zum Zeitpunkt der Anthese die einzelnen Narben markant auseinanderweichen. Auch kommt es zu einem gegenüber *Choisya* verstärkten Wachstum der Karpellstielzone, so dass die einzelnen Karpelle schliesslich je kurz gestielt auf dem Gynophor zu stehen scheinen.

b) *Choisya ternata* (Fig. 25-27, 46-52)

Die Karpellprimordien erscheinen als kleine Höcker seitlich am Vegetationspunkt (Fig. 46). Sie werden später durch verstärktes Wachstum ihrer dorsalen Partien (hyponastische Krümmung) scheinbar endständig. Gleichzeitig mit dem apikalen Wachstum wachsen die Ränder gegen das Blütenzentrum hin, so dass die Primordien zuerst nieren- und dann halbmondförmig werden (Fig. 25). Der Vegetationspunkt stellt sein Wachstum bald nach der Ausgliederung der Karpellprimordien ein. Diese sind apokarp, und nur an der Basis entsteht ein kurzer, symparker Bereich. Die zunächst weit auseinanderliegenden Karpellränder (Fig. 47) nähern sich allmählich und bilden den noch offenen Ventralspalt (Fig. 48). Der apokarpe Bereich wird nun stark gefördert. Die freien Karpelspitzen neigen sich gegen das Blütenzentrum hin und überdecken dieses. Erst jetzt werden die Griffeläste gebildet (Fig. 49). Darauf werden auch die Dorsalseiten der Karpellprimordien gegenüber den Ventralseiten in ihrem apikalen Wachstum stark gefördert, so dass sich die Fruchtknoten kapuzenförmig über die Griffeläste aufwölben. Nun lassen sich auch die ersten Differenzierungen des bisher meristematischen Gewebes erkennen (Fig. 26): von adaxial nach abaxial werden die Zellen grösser und weniger intensiv anfärbbar, ebenso von oben nach unten. Bei der symparken Karpellstielzone, welche nun in ihrem Längen- und Dickenwachstum stärker gefördert wird, ist bereits ein zentraler Bereich parenchymatisch, während die Peripherie stark meristematisch bleibt. Diese wird zum nektarseziernden Gewebe des dicken, säulenförmigen Gynophors, auf welchem die freien Karpelle zu sitzen scheinen. Es werden nun auch die SA gebildet

(Fig. 27), und zwar randständig entlang den noch offenen Ventralspalten. Ihre Flanken haben sich einander angenähert und verwachsen jetzt postgenital. Damit entstehen die Ventralnähte. Auch die einander angenäherten Griffeläste fusionieren an den Karpellflanken postgenital (Fig. 51), und an ihren Spitzen beginnt die Bildung der Narbenpapillen. Es folgt nun ein schnelles Längenwachstum des Griffels, wobei sich die Griffeläste an der Spitze verdicken. Es entsteht ein röhrenförmiger Griffel mit freien Narbenlappen. Im Laufe des Längenwachstums verdrehen sich die Griffeläste gegeneinander (MUELLER 1940).

c) *Eriostemon scaber* (Fig. 77-82)

Die Ontogenese bei *Eriostemon* ist mit jener bei *Choisya* vergleichbar. Die freien Karpellspitzen fusionieren hier aber nicht nur an den Flanken, sondern auch adaxial. Dadurch entsteht statt eines röhrenförmigen ein eher säulenförmiger Griffel. Die Förderung des Wachstums der Dorsalseiten der Karpellprimordien gegenüber den Ventralseiten ist ausgeprägter als bei *Choisya*, was zu einer sehr markanten Aufwölbung der Fruchtknoten über die Griffelansatzstelle hinaus führt.

Auch die Ontogenese des Gynoeceums von *Boronia spathulata* (Fig. 70-73) verläuft auf ähnliche Weise wie bei *Choisya*, wobei aber die Förderung des Wachstums der Dorsalseiten hier geringer ist, so dass eine nur schwache Aufwölbung der Fruchtknoten resultiert.

d) *Ruta graveolens* (Fig. 28, 53-58)

Die frühesten Stadien der Ontogenese (Fig. 53, 54) gleichen denen bei *Choisya*, es wird also zunächst der apokarpe Bereich gegenüber dem synkarpen gefördert. Trotzdem ist, im Gegensatz zu *Choisya*, eine synkarpe Basalzzone immer deutlich erkennbar. Die freien Karpellspitzen wachsen gegen das Blütenzentrum (Fig. 55) und berühren sich schliesslich (Fig. 56). Früh werden die Dorsalseiten der Karpellprimordien gegenüber den Ventralseiten in ihrem Wachstum stark gefördert. Auf den sich nun berührenden freien Karpellspitzen werden die Griffeläste gebildet, und apikal auch schon die Narbenpapillen (Fig. 56). Die sich berührenden Karpellspitzen fusionieren postgenital. Bei der weiteren Entwicklung wächst der Griffel insbesondere in die Länge und kaum in die Breite, und die Vereinigung der Griffeläste ist so intensiv, dass die beteiligten Karpelle sowohl äusserlich als auch im Querschnitt (Fig. 28b) nicht mehr deutlich gegeneinander abzugrenzen sind. Dagegen differenzieren sich 2 konzentrische Gewebezonen, wobei die innere aus kleineren und stärker anfärbbaren Zellen besteht als die äussere. Bis zur Anthese bleiben in diesem inneren Bereich die Zonen um die Ventralnähte meristematisch und bilden die 4 Stränge des TMG, während die seitlichen und adaxialen Fusionszonen der Karpelle wie der äussere Bereich parenchymatisch werden. Gleichzeitig mit dem weiteren Wachstum an den Dorsalseiten der Karpelle macht auch die Karpellstielzone ein starkes Breitenwachstum durch, und der dabei entstehende Gynophor wird zuletzt dicker als das darüberliegende Gynoeceum (Fig. 58). Erst wenn alle andern wesentlichen Strukturen des Gynoeceums ausgebildet sind, werden an der Oberfläche des Ovars die kraterförmigen Vertiefungen erkennbar. Darunter entstehen bis zur Anthese die inneren Oeldrüsen.

Die Ontogenese verläuft bei *Dictamnus albus* (Fig. 65-68) und *Boenninghausenia albiflora* (Fig. 61-63) in frühen Stadien auf die gleiche Weise wie bei *Ruta*. In späteren Stadien wird bei ihnen aber das Längen- gegenüber dem Dickenwachstum deutlich gefördert. Dadurch entstehen bei *Dictamnus* ein säulenförmiger Gynophor (wie bei *Choisya*), und bei *Boenninghausenia* schlanke, freie Ovarien auf einem langen, schlanken Gynophor. Bei beiden Gattungen wird auch der Griffel erheblich länger und schlanker als bei *Ruta*. Statt der kraterförmigen Vertiefungen an der Ovaroberfläche entstehen bei *Dictamnus* kleine Höcker (Fig. 67), aus denen sich später die äusseren Oeldrüsen bilden.

e) *Calodendrum capense* (Fig. 87-91)

Auch bei der Ontogenese des Gynoeceums von *Calodendrum* wird der synkarpe Bereich deutlich stärker gefördert, als dies bei *Choisya* der Fall ist. Sie verläuft ähnlich wie bei *Ruta*, doch werden die Dorsalseiten der Karpelle gegenüber den Ventralseiten in ihrem apikalen Wachstum stärker gefördert. Das im Prinzip synkarpe Ovar bekommt so 5 freie, zahnförmig aufgewölbte Spitzen und dadurch ein oberflächlich apokarpes Aussehen. Die synkarpe, sich nicht verdickende Karpellstielzone sowie die 5

postgenital fusionierten Griffeläste machen zuletzt ein starkes Längenwachstum mit. Das Gynoeceum bekommt so einen dünnen, langen, an der Basis von einem wulstförmigen Discus umgebenen Stiel. Am Ovar und an diesem Stiel bilden sich kleine Höcker, aus denen später die äusseren Oeldrüsen entstehen. Die spärlichere Verteilung der Drüsenkörperchen am Stiel des Gynoeceums im Gegensatz zum Ovar ist das Resultat des stärkeren Streckungswachstums.

f) *Skimmia japonica* (Fig. 29, 113-118)

Die Karpellprimordien erscheinen wie bei *Choisya* als kleine Höcker seitenständig am Vegetationspunkt (Fig. 113). Später werden sie durch hyponastische Krümmung scheinbar endständig. Zuerst erfolgt eine Förderung der apokarpen Zone, während die synkarpe noch kaum erkennbar ist. Die rundlichen Primordien werden im Querschnitt zuerst nierenförmig und darauf hufeisenförmig (Fig. 29a). Auch im symplikaten Bereich sind die Ventralspalten noch offen, so dass im Querschnitt (Fig. 29b) eine gemeinsame Ovarhöhle der 4 Karpelle vorhanden ist. Erst jetzt ist eine kurze synkarpe Basalzona zu erkennen (Fig. 114). Die weitere Ontogenese verläuft dann mit deutlich stärkerem Wachstum der synkarpen Zone. Die Dorsalseiten der Karpelle werden gegenüber den Ventralseiten in ihrem apikalen Wachstum etwas gefördert, was schliesslich zur Gliederung in Griffel und leicht kapuzenförmig aufgewölbtem Ovar führt. Die freien Karpellspitzen neigen sich gegen das Blütenzentrum vor. Erst wenn sie sich einander so angenähert haben, dass sie dieses überdecken, werden die Griffeläste gebildet. Diese fusionieren postgenital an den Karpellflanken, und basal auch im Zentrum. Im oberen Teil des Griffels verwachsen die benachbarten Karpellflanken an einer der 4 Berührungsflächen adaxial weniger intensiv als bei den andern 3, so dass zum Zeitpunkt der Anthese der Griffel aufgeschlitzt erscheint. Die obersten Teile der Griffeläste bleiben frei und entwickeln sich zu grossen, papillösen Narbenlappen.

Bei *Phellodendron amurense* (Fig. 102-105) verläuft die Ontogenese im Prinzip auf die gleiche Weise wie bei *Skimmia*, mit dem wesentlichen Unterschied aber, dass die Griffeläste schon gebildet werden, bevor sich die freien Karpellspitzen über dem Blütenzentrum angenähert haben. Die postgenitale Verwachsung der Griffeläste ist intensiver als bei *Skimmia* und erfolgt sowohl an den Karpellflanken als auch im Zentrum.

g) *Ptelea trifoliata* (Fig. 107-111)

Die Ontogenese verläuft im Prinzip in der gleichen Weise wie bei *Skimmia*. Allerdings wird schon in den frühesten Stadien die synkarpe Zone gegenüber der apokarpen deutlicher gefördert. Die Karpellspitzen neigen sich früh gegen das Blütenzentrum hin. Die einander angenäherten 2 Griffeläste fusionieren postgenital, und dies viel intensiver als bei *Skimmia*, so dass zum Zeitpunkt der Anthese keine Nähte mehr erkennbar sind. Die postgenitale Fusion erfasst den apikalen Bereich des Griffels nicht, so dass ein dünner, in dessen Mitte leicht verbreiteter Spalt bis zur Anthese bestehen bleibt. Es erfolgt keine kapuzenförmige Aufwölbung des Ovars, dafür aber in dessen Bereich ein starkes Dickenwachstum der Medianregion der Karpellrücken, so dass schliesslich das markante, geflügelte Gynoeceum entsteht. Auch GUT (1966) fasste diese Flügel als sekundäre Verdickungen der Karpellrücken auf. Gleichzeitig mit den Flügeln werden an der Oberfläche kleine Höcker gebildet, aus denen bei der Anthese die äusseren Oeldrüsen entstehen.

h) *Poncirus trifoliata* (Fig. 30, 128-134)

Die Karpellanlagen erscheinen als kleine Höcker um das Blütenzentrum herum (Fig. 128). Von Anfang an wird der synkarpe Bereich stark gefördert. Gleichzeitig wächst auch das Blütenzentrum in apikaler Richtung weiter und bildet so einen zentralen Höcker. Die im Querschnitt halbmondförmigen Primordien sind an den Flanken kongenital vereint und bilden dadurch einen Ringwall um das Blütenzentrum herum. Die vereinten Karpellränder neigen zu ihm hin, so dass schliesslich die Karpelle durch kleine, kreisförmig angeordnete Vertiefungen erkennbar sind (Fig. 130). Hier sind also bereits Querzonen nachweisbar. Die Karpellrücken wölben sich gegen das Zentrum vor, und apikal markieren die freien Ränder der Ventralspalten den sehr kurz bleibenden symplikaten Bereich. Wie bei *Phellodendron* werden die Griffeläste schon früh gebildet. Danach neigen sich die freien Karpellspitzen gegen das Blütenzentrum hin und überdecken es schliesslich (Fig. 30, 133, 134). Apikal entsteht zunächst ein grosser, freier Raum, welcher den kurz bleibenden symplikaten Bereich darstellt. Während des weiteren Wachstums wird der

synascidiate Bereich stark gefördert. Es erfolgt nun auch die Gliederung des Gynoeciums in Ovar und Griffel. Gleichzeitig verengt sich der apikale Raum, und die freien Griffelspitzen verwachsen postgenital zum späteren Narbentrichter.

Bei *Murraya paniculata* (Fig. 120-122) und *Clausena lansium* (Fig. 124-126), also 2 weiteren Vertretern der Citroidae, erfolgt die Ontogenese des Gynoeciums auf die gleiche Weise wie bei *Poncirus*. Die apikale, plikate Zone wird aber zu Beginn etwas stärker gefördert, so dass über dem das Blütenzentrum umgebenden Wall kleine, nierenförmige Höcker zu sehen sind. Beim 2-zähligen Gynoecium von *Murraya* fällt in frühen Stadien auch die grosse Ähnlichkeit (2-Zähligkeit, Verwachsungsverhältnisse) zu den entsprechenden Stadien beim ebenfalls 2-zähligen Gynoecium von *Ptelea* auf.

Auch die Ontogenese des Gynoeciums von *Citrus* verläuft in der gleichen Weise wie bei *Poncirus*. Für ihre Beschreibung wird auf BANERJI (1954) sowie auf FROST & SOOST (1968) verwiesen. Nach GUT (1966) sind schon in frühen Stadien die Querzonen als deutliche Höcker nachweisbar, und es sind im Ovar 2 Regionen von kongenitaler Verwachsung zu beobachten: a) der Karpelle seitlich untereinander, b) der Karpelle adaxial mit der fast bis zum Griffel reichenden Blütenachse. GUT (1966) beobachtete eine postgenitale Fusion im Bereich der plikativen Griffelspitze von *Citrus* und vermutete ihr Vorkommen auch bei der nahe verwandten Gattung *Poncirus*. Dass dies dort tatsächlich zutrifft, wurde oben gezeigt. Auch ein Vergleich des reduzierten Gynoeciums der männlichen Blüte von *C. medica* (Fig. 140) mit dem fertilen Gynoecium der weiblichen Blüte (Fig. 139) bestätigt die Beobachtung von GUT (1966).

3.4.2. SIMAROUBACEAE

Ein Vergleich der Ontogenese des Gynoeciums von 2 apokarpen und einem synkarpen Vertreter der Familie mit den Verhältnissen bei den Rutaceae zeigt eine weitgehende Übereinstimmung zur Ontogenese bei *Choisya* und *Skimmia*, also zu Arten, bei denen die Griffeläste relativ spät gebildet werden.

a) *Quassia amara* (Fig. 31, 144-147)

Die Ontogenese des Gynoeciums entspricht weitgehend jener bei *Choisya*. Die Gliederung in Griffel und Ovar entsteht hier aber durch eine nur schwache Förderung des apikalen Wachstums der Dorsalseiten gegenüber den Ventralseiten der Karpellprimordien. Das Gynoecium wird schliesslich fast akrostyl. Auch verbreitern sich die freien Karpellspitzen nicht, so dass ein bis zum Narbenapex röhrenförmiger Griffel entsteht.

b) *Allanthus altissima* (Fig. 151-153)

Auch hier verläuft die Entwicklung des Gynoeciums entsprechend jener bei *Choisya*. Durch verstärktes Dickenwachstum ihrer Rücken und gleichzeitiger Förderung der Dorsalseiten gegenüber den Ventralseiten in ihrem Längenwachstum werden die unverwachsen auf einem 5-lappigen Discus stehenden Karpelle geflügelt.

c) *Kirkia wilmsii* (Fig. 32, 155-160)

Wie bei *Choisya* erscheinen die Karpellprimordien als kleine Höcker seitlich am Vegetationspunkt. Scheinbar wird der apokarpe Bereich von Anfang an stark gefördert, und der synkarpe stellt sein Wachstum früh ein. Im Querschnitt (Fig. 32) ist aber deutlich erkennbar, dass auch der synkarpe Bereich stark gefördert wird, wobei die Apokarpie im Ovar durch tiefe Einschnitte zwischen den Karpellen vorgetäuscht wird. Dabei stellt auch der Vegetationspunkt sein Wachstum erst spät ein, so dass oberhalb des Ovarbereichs ein kugeliges Gebilde entsteht, an welchem zur Fruchtzeit die Teilfrüchte hängen. Im Querschnitt durch den Ovarbereich (Fig. 32) ist eine kreisförmige, zentrale Zone wegen der unterschiedlichen Differenzierung deutlich vom übrigen Gewebe abgrenzbar. Aus dieser zentralen Zone wird später der Karpophor gebildet. Bei der reifen Frucht lösen sich die Karpelle vom Karpophor und hängen frei an seiner Spitze. Auch erfolgt keine oder nur eine geringe Aufwölbung der Fruchtknoten über die Griffelansatzstelle, so dass schliesslich ein allmählicher Uebergang vom Ovar in den Griffel entsteht. Die freien Griffeläste nähern sich und fusionieren postgenital, und zwar wie bei *Eriostemon* nicht nur an den Karpellflanken, sondern auch adaxial.

4. DISKUSSION

4.1. ASPEKTE ZUR MORPHOLOGIE

a) Apokarpie, Sympetale, Transmissionsgewebe, Compitum

Grundlegende Untersuchungen über das Vorkommen von "Apokarpie mit postgenitaler Verwachsung" verdanken wir BAUM (1949), solche über die vertikale Gliederung des sympetalen Gynoeceums LEINFELLNER (1950). Auf dieser Basis untersuchte GUT (1966) die Vielfalt im Bauplan des Gynoeceums bei den Rutaceae. Als gestaltbildenden Faktor sah er dabei auch die Blütenachse an, welche bei dieser Betrachtungsweise innerhalb der Familie unterschiedlich weit im Gynoeceum hinaufreichen kann. Nach LEINFELLNER (1950) dagegen ruft die Teilnahme der zentralen Blütenachse an der Bildung der Sympetale keine grundsätzlichen Abänderungen des Bauplans hervor. Sie wird in den nun folgenden Betrachtungen zu den Verwachsungsverhältnissen nicht miteinbezogen.

Die Vielfalt im Bauplan des Gynoeceums bei den Rutaceae und Simaroubaceae ist in Kapitel 3 dargestellt. Es wurde gezeigt, dass die Karpelle in unterschiedlichem Masse frei oder kongenital wie auch postgenital verwachsen sind. Die kongenitale Verwachsung zeigt innerhalb der 2 Familien ein Kontinuum von nur basalem Vorkommen zu einer Ausdehnung bis zur Narbenbasis, die postgenitale Verwachsung eine Variabilität in der Erfassung eines unterschiedlich langen Bereichs im Griffel. Innerhalb des Bereichs der postgenitalen Verwachsung wird stets ein Compitum gebildet. Der plikate oder sympetale Bereich des Gynoeceums kann immer bis unter das Niveau der Plazenten verfolgt werden, wobei das sekretorische Pollenschlauch - Transmissionsgewebe (TMG) an den inneren Oberflächen gebildet wird. Im Narbenbereich bedeckt es die gesamten Ober- und Unterseiten der Karpelle, im Ovarbereich auch Teile der Funiculi. Bei *Skimmia* konnte ich mittels Fluoreszenzmikroskope beobachten, dass der Funiculus zwischen TMG und Mikropyle vermittelt. Einen Obturator beobachteten DESAI (1962) bei *Coleonema*, BOESEWINKEL (1977, 1978) bei *Zanthoxylum*, *Ruta*, *Murraya*, *Poncirus*, *Citrus* und *Fortunella*, und BOESEWINKEL & BOUMAN (1978) bei *Glycosmis*. Bei *Suriana* vermittelt möglicherweise der die Ovarhöhle erfüllende Schleim (GUTZWILLER 1961) zwischen TMG und Mikropyle.

HANF (1936) definierte bei den Angiospermen 3 Formen des Transmissionstrakts. Beim "offenen" Typ wird kein Leitungsgewebe gebildet. Die Epidermis des Griffelkanals ist nach aussen hin sekretorisch, und die Pollenschläuche wachsen in diesem Sekret durch den Griffelkanal. Beim "halbgeschlossenen" Typ befindet sich das sekretorische Leitungsgewebe an der Oberfläche eines offenen Kanals, beim "geschlossenen" Typ innerhalb des Grundgewebes des Griffels. In beiden Fällen ist die Sekretion intern, und die Pollenschläuche wachsen interzellulär im Leitungsgewebe. Bei den Rutaceae, Simaroubaceae und Surianaceae kommt der "offene" Typ nicht vor. Ein "halbgeschlossenes" TMG finden wir bei den Citroideae. Dieses ist hier einschichtig - epidermal und im Bereich der Ventralspalten, die in dieser Unterfamilie offen bleiben, lokalisiert. Die Epidermis wird dabei aus ausgeprägt hochgestreckten, plasmareichen Zellen gebildet. Bei allen andern Gruppen der 3 Familien werden die Ventralspalten postgenital verschlossen. Im Bereich der so entstandenen Ventralnähte wird ein "geschlossenes" TMG verwirklicht. Dieses ist mehrschichtig und besteht aus kleinen, plasmareichen und in vertikaler Richtung länglichen Zellen. Innerhalb der untersuchten Simaroubaceae ist *Harrisonia* die einzige Ausnahme mit einem "halbgeschlossenen" TMG. Es gleicht jenem bei den Citroideae. Offene Ventralspalten (und damit auch ein TMG vom "halbgeschlossenen" Typ) werden gegenüber solchen, die Ventralnähte bilden (und damit auch ein TMG vom "geschlossenen" Typ), meist als ursprünglich angesehen (z.B. GOLDBERG 1986).

Bei den Zanthoxyleae (ohne *Zanthoxylum*) ist meist nur die Ovarbasis sympetale. Die postgenitale Verwachsung erfasst nur die Narbe (*Euodia*), nur etwa die obere Hälfte des Griffels (*Choisya*), oder den ganzen Griffel (*Melicope*). Die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums besteht nur im Narbenbereich, denn das TMG zieht in je einem getrennten Strang pro Karpell durch den Griffel.

Zanthoxylum ist dagegen ganz apokarp. Manche Arten, z.B. *Zanthoxylum simulans*, zeigen als Ausnahme bei den Rutaceae keine postgenitale Fusion der Griffeläste und damit auch kein Compitum.

Bei andern Arten wurde beobachtet, dass die Narben zum Zeitpunkt der Anthese verklebt sind, so beispielsweise bei *Zanthoxylum phylopterum* (BEURTON 1986). Hier ist also die Bildung eines Compitums möglich. Ueber die Häufigkeit dieser postgenitalen Vereinigung kann ich keine genauen Angaben machen. HARTLEY (1966) beobachtete bei malesischen Vertretern 5 einkarpellige Arten und 8 mehrkarpellige Arten, wovon 5 mit vereinten Narbenköpfen.

Auch bei den Ruteae besteht die Möglichkeit zur Bildung eines Compitums nur im Narbenbereich, und das TMG durchzieht den Griffel in je einem getrennten Strang pro Karpell. Die postgenitale Verwachsung erfasst aber stets die ganze Länge des Griffels. Unterschiede zwischen den Gattungen gibt es in der Ausdehnung der synkarpen Basalzonen, welche sich bei *Ruta* und *Dictamnus* etwa in den unteren Drittel des Ovars erstreckt, während *Boenninghausenia* wie *Zanthoxylum* ganz apokarp ist.

Die Boronieae und Cusparieae sind wie die Zanthoxyloae nur an der Ovarbasis synkarp. Die postgenitale Fusion der Griffeläste erfasst bei ihnen einen unterschiedlich langen Bereich. Bei den Diosmeae und Flindersieae dagegen erfolgt sie auf der ganzen Länge des Griffels sowohl an den Karpellflanken als auch im Blütenzentrum. Ihre Karpelle sind im Unterschied zu den Boronieae und Cusparieae bis zu den Griffelansatzstellen kongenital vereint. Bei allen 4 Triben stehen stets im ganzen postgenital vereinten Bereich die einzelnen TMG-Stränge miteinander in Verbindung. Im Griffel sind so jeweils 2 konzentrische Gewebezonen vorhanden, wobei die innere ein zentrales, einheitliches TMG bildet. Ein Compitum kann also im ganzen postgenital verwachsenen Bereich verwirklicht werden. Bei andern Vertretern der Rutaceae und Simaroubaceae (z.B. *Ruta*, *Quassia*) sind in jüngeren Stadien ebenfalls 2 konzentrische Gewebezonen beobachtet worden. Im Gynoeceumbereich mit postgenitaler Verwachsung wird das Gewebe in 3 verschiedenen Phasen parenchymatisch. In der frühesten Entwicklungsphase ist der ganze Griffel meristematisch. Dann werden in einer Übergangsphase die dorsalen Teile der Karpelle parenchymatisch, so dass die beiden konzentrischen Gewebezonen entstehen. Zum Schluss werden in der inneren Zone die Bereiche der postgenital vereinten Karpellflanken parenchymatisch, während die Bereiche um die inneren Oberflächen stets bis zur Anthese meristematisch bleiben. Im Falle unserer 4 Triben, bei denen die Anthese und damit die Empfängnisbereitschaft schon während der Übergangsphase stattfindet, können wir also ein Phänomen von Pädomorphose beobachten, deren Bedeutung die Erweiterung der Strecke sein kann, in der die Bildung eines Compitums möglich ist. Für diese Deutung spricht auch die beispielsweise bei *Coleonema* gemachte Beobachtung, dass bei der Anthese sowohl die Oeldrüsen als auch die dorsalen Leitbündel "praktisch erst angelegt worden sind" (GUT 1966).

Bei den Toddalieae ist das ganze Ovar synkarp, und die Griffeläste sind auf ihrer ganzen Länge postgenital vereint (z.B. *Skimmia*) oder höchstens an den Ansatzstellen frei (z.B. *Acronychia*). Ein Compitum kann meist nur im Narbenbereich gebildet werden, denn das TMG durchzieht den Griffel meist in je einem getrennten Strang pro Karpell. Eine Ausnahme bildet *Ptelea* mit einem zentralen, einheitlichen TMG und damit der Möglichkeit zur Bildung eines Compitums auf der ganzen Länge des Griffels.

In den 2 Triben der Citroideae sind die Gynoeceen bis etwa zur Narbenbasis synkarp, und die Narbenlappen postgenital vereint. Dies führt bei *Citrus* und *Fortunella* zur Bildung einer Röhrennarbe (SCHILL et al. 1985). Ein Compitum kann nur im Narbenbereich gebildet werden, und das TMG durchzieht den Griffel in je einem separaten Strang pro Karpell.

Bei den Simaroubaloideae sind die Gynoeceen meist nur bis zur Ovarbasis synkarp. Darüber sind die Karpelle frei, und die Griffeläste postgenital vereint. Dies trifft im Prinzip auch bei *Kirkia* (Kirkioideae) zu, wo aber im Ovar die Karpelle bis zum Zeitpunkt der Fruchtreife im Zentrum durch ein spezielles Gewebe, das den späteren Karpophor bildet, vereint sind. Eine Ausnahme bildet *Harrisonia* mit bis unter die apikalen Ansatzstellen der SA synkarpem Ovar, sowie *Soulamea* mit ganz synkarpem Ovar und ohne postgenitaler Griffelverwachsung. Sowohl bei den Simaroubaloideae als auch bei *Kirkia* kann ein Compitum meist nur im Narbenbereich gebildet werden, und das TMG durchzieht in je einem Strang pro Karpell den Griffel. Dies dürfte auch bei *Quassia* zutreffen, wo nach SAUNDERS (1939) zum Zeitpunkt der Anthese im Griffel 5 getrennte TMG-Stränge vorkommen. Eine Ausnahme bildet natürlich *Soulamea* mit ihren freien Griffelästen, aber der Möglichkeit zur Bildung eines Compitums im symplykaten Ovarbereich. Auch *Alvaradoa* (Alvaradoideae) hat ein synkarpe Ovar und freie Griffeläste. Da hier

jedoch nur eines der 3 Karpelle fertil ist, erübrigt sich die Bildung eines Comptums.

Bei den Rigiostachyoideae wie auch bei *Suriana* sind die Gynoeceen völlig apokarp. Dabei ist bei *Guilfoylia* das eine der 2 Fruchtblätter stark reduziert oder gar fehlend. Bei der 5-karpelligen *Suriana* konnte nur eine schwache Verklebung der Griffeläste zum Zeitpunkt der Anthese beobachtet werden, im Unterschied zu *Zanthoxylum phyllopterum* aber nicht im Narbenbereich, sondern im unteren Viertel der Griffeläste (GUTZWILLER 1961). Es ist unsicher, ob diese Verklebung als Comptum funktionieren kann. Auch bei der 5-karpelligen *Cadellia* beobachtete GUTZWILLER (1961), dass bisweilen eine Berührung der Griffeläste vorkommt, nicht aber bei der 1-3-karpelligen *Rigiostachys*.

b) Narbenstruktur

Nach HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) und HESLOP-HARRISON (1981) kann in verschiedenen Familien die Narbenstruktur von phylogenetischer Bedeutung sein. In ihrer Zusammenstellung führen sie für die Rutaceae 3 Typen an, nämlich trockene, nicht-papillöse Narben (*Correa*, *Choisya*, *Skimmia*, *Pilocarpus*), trockene, papillöse Narben (*Crowea*, *Eriostemon*, *Euodia*) und nasse, nicht-papillöse Narben (*Citrus*, *Ravenia*). Nach meinen Untersuchungen kommt ein weiterer Typ vor, nämlich nasse, papillöse Narben. Die Narbenstruktur kann innerhalb von Triben sehr variabel sein. Viel einheitlicher ist sie auf dem Niveau der Subtriben. Nur hier kann dem Merkmal nach meinen Untersuchungen eine systematische Bedeutung zugeschrieben werden.

Bei den Zanthoxyleae beobachtete ich stets papillöse und meist nasse Narben. Dies gilt auch für *Euodia* und *Choisya*, bei welchen HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) trockene und im Fall von *Choisya* auch nicht-papillöse Narben fanden.

Auch bei den Ruteae fand ich stets papillöse Narben. Diese waren bei *Ruta* und *Boenninghausenia* trocken, bei der in eine eigene Subtribus gestellten *Dictamnus* aber nass. Bei allen Boronieae fand ich trockene und meist papillöse Narben. Die Ausnahme bildet die in eine eigene Subtribus gestellte *Correa* mit nicht-papillösen Narben. Auch die Diosmeae haben stets papillöse Narben. Diese sind bei *Coleonema* und *Agathosma* nass, bei der in eine eigene Subtribus gestellten *Calodendrum* aber trocken. Die 2 von mir untersuchten Vertreter der Cusparieae entstammen 2 verschiedenen Subtriben und bilden 2 verschiedene Narbentypen, nämlich trockene, nicht-papillöse bei *Erythrochiton*, und in Abweichung zu den Beobachtungen von HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) nasse, papillöse bei *Pilocarpus*.

Bei den Toddalieae beobachtete ich gleich 3 Narbentypen, nämlich trockene, papillöse bei *Skimmia* und *Acronychia*, nasse, nicht-papillöse bei *Ptelea* und nasse, papillöse bei *Phellodendron*. HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) fanden dagegen bei *Skimmia* trockene, nicht-papillöse Narben.

Flindersia besitzt nasse, papillöse Narben. Die Gattung, der oft eine zwischen den Rutaceae und Meliaceae vermittelnde Rolle zugeordnet wird (WATERMAN 1975, TILAK & NENE 1978) bildet damit den gleichen Typ wie die von HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) untersuchten Meliaceae-Arten.

Nasse, papillöse Narben haben auch alle von mir untersuchten Gattungen der Citroideae. Dies trifft auch bei *Citrus* zu, wo HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) nasse, nicht-papillöse Narben fanden. Einige Arten der Gattung sowie auch *Fortunella* bilden eine "Röhrennarbe", d.h. einen durch SCHILL et al. (1985) als Ergänzung zum System von HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) eingeführten Narbentyp. Aus den Rutaceae beschrieben sie *Citrus aurantium*, wo sie die belegungsfähige Oberfläche im Innern der Röhrennarbe beobachteten. Dagegen fand ich bei *Poncirus* auch an der Narbenaussenseite keimende Pollenkörner.

Ganz allgemein kann festgehalten werden, dass bei den Rutaceae meist papillöse Narben gebildet werden, und nur in seltenen Fällen (*Correa*, *Erythrochiton*, *Ptelea*) nicht-papillöse. Trockene Narben kommen vor allem bei apokarpen Gynoeceen vor, nasse Narben häufiger bei synkarpen.

Bei den Simaroubaceae beobachtete ich nur die beiden papillösen Narbentypen, während HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977) bei *Brucea* und *Picrasma* trockene, nicht-papillöse Narben fanden. Bei *Suriana* und *Guilfoylia* sind die Narben trocken, bei *Ailanthus* und *Kirkia* nass.

c) Anzahl, Bau und Lage der Samenanlagen

Der Bauplan der stets im plikaten (oder symplikaten) Bereich inserierten SA ist bei den Rutaceae und Simaroubaceae sehr einheitlich. Die SA sind bei allen untersuchten Gattungen bitemig und crassinuzellat, sowie meist anatrop mit nach oben gerichteter Mikropyle. Die Entwicklung der SA und deren systematische Bedeutung wurde von BOESEWINKEL (1977, 1978) untersucht, wobei er u.a. Unterschiede in der Herkunft des äusseren Integuments beobachtete: dermal bei *Zanthoxylum* und *Ruta*, subdermal bei *Choisya*, *Skimmia*, *Murraya*, *Poncirus*, *Citrus* und *Fortunella*. Dieses bei den Rutaceae häufigere Merkmal deutet er so, dass die Familie innerhalb der Geraniales und Sapindales eine basale Gruppe darstellt. *Zanthoxylum* und *Ruta* wären also bezüglich dieses Merkmals innerhalb der Rutaceae als abgeleitet zu betrachten. Eine starke Abweichung zu andern Rutaceen beobachteten BOESEWINKEL & BOUMAN (1978) in der Samenbildung von *Glycosmis*, weshalb sie die Gattung innerhalb der Citroidae als abgeleitet interpretierten. So sind die SA einiger *Glycosmis*-Arten zum Zeitpunkt der Anthese unitemig. Dies ist aber die Folge davon, dass im Laufe der Entwicklung das innere Integument verschwindet (GALLET 1913). Im Bereich des Ovars sind sonst deutliche Unterschiede zwischen den Gattungen und Triben namentlich in Bezug auf die Plazentation, in der dorsalen oder ventralen Ausrichtung der Mikropylen sowie in der Anzahl SA pro Ovarfach von Bedeutung. Diese Merkmale werden für die einzelnen Triben gesondert beschrieben.

Bei den Zanthoxyleae (ohne *Zanthoxylum*), Boronieae, Diosmeae und Cusparieae sind stets 2 übereinander stehende SA pro Ovarfach vorhanden. Sie sind vertikal leicht gegeneinander versetzt an je einer Seite der Ventralnaht in der Mitte der Ovarhöhle inseriert, wobei die obere ihre Mikropyle ventralwärts, die andere mehr dorsalwärts richtet. Die 4 Triben zeigen also in diesem Merkmal eine bemerkenswerte Einheitlichkeit (nach meinen Befunden auch *Coleonema*, entgegen DESAI (1962), der hier ein drittes Integument beschrieb).

Bei *Zanthoxylum* sind die je 2 SA pro Karpell apikal an je einer Seite der Ventralnaht inseriert und haben ihre Mikropylen dorsalwärts gerichtet. Damit zeigt die Gattung Ähnlichkeiten zu den Toddalieae, namentlich zu den Vertretern der Subtriben Phellodendrinae und Toddaliinae. Bei ihnen wird zwar nur je eine SA pro Ovarfach gebildet, doch beobachtete GUT (1966) bei *Skimmia* eine zweite, sich nicht weiter entwickelnde SA. Es kann also angenommen werden, dass die Einsamigkeit in dieser Gruppe eine Reduktionsform darstellt. Bei *Ptelea* (Subtribus Pteleinae) dagegen sind beide SA vorhanden, doch sind diese in der Mitte der Ovarhöhle inseriert. Nach GALLET (1913) stehen sie bezüglich der Struktur der Integumente nahe bei *Ruta graveolens*. Bei *Acronychia* (Subtribus Toddaliinae) ist nach GALLET (1913) die Entwicklung und Struktur der Integumente ähnlich jener bei *Euodia hupehensis*.

Die Ruteae weichen in der Zahl der SA und Plazentation stark von den Vertretern der anderen beschriebenen Triben ab. Die Plazenten ragen bei ihnen kopfförmig in die Ovarhöhlen hinein und tragen in 2 Reihen beidseits der Ventralnaht eine grössere Anzahl SA (gesamthaft 3-5 bei *Dictamnus*, 6-8 bei *Boenninghausenia* und ca. 10 bei *Ruta*) mit ventralwärts gerichteten Mikropylen.

Flindersia weicht bezüglich den SA, wie dies auch MAURITZON (1935) beobachtete, grundsätzlich von den andern untersuchten Vertretern der Rutaceae ab. Wie bei den Ruteae gibt es hier je Ovarfach eine grössere Zahl von SA. Diese setzen 2-reihig an einer tief in die Ovarhöhle ragenden Plazenta an. Die SA liegen horizontal und richten ihre Mikropylen ventralwärts.

Eine Tendenz zur Vermehrung der SA (meist 2x4) liegt auch bei den Citreae vor. Hier sind sie aber nicht an einer tief in die Ovarhöhle ragenden Plazenta inseriert. Ihre Mikropylen sind ventralwärts gerichtet.

Die andere Tribus der Citroidae, die Clauseneae, zeigen dagegen eine Tendenz zur Reduktion der Zahl der SA, d.h. es wird häufig nur noch eine pro Ovarfach gebildet (*Glycosmis*, *Murraya*). Ihre Lage entspricht sonst jener bei den Citreae. Auch BOESEWINKEL (1978) hat hierin bei *Murraya* eine Übereinstimmung mit *Poncirus*, *Citrus* und *Fortunella* beobachtet.

Auch bei den Simarouboidae gibt es eine Tendenz zur Reduktion der Zahl der SA, d.h. es wird bei allen untersuchten Arten nur eine pro Ovarfach gebildet. Sie richtet ihre Mikropyle leicht dorsalwärts. Die Unterfamilie zeigt damit Ähnlichkeiten zu den Toddalieae. Dabei ist *Quassia* mit den in der Mitte der Ovarhöhlen inserierten SA eher an die Pteleinae, *Ailanthus* und *Harrisonia* mit den apikal inserierten SA eher an die Phellodendreae oder Toddalieae anzuschliessen.

Wie die Simarouboideae hat auch *Kirkia* nur je eine SA mit leicht dorsalwärts gerichteter Mikropyle pro Ovarfach. Sie sind im apikalen Bereich der Ovarhöhlen inseriert.

Bei den Rigiostachyoideae sind wie auch bei *Suriana* je 2 basal inserierte SA mit ventralwärts gerichteten Mikropylen pro Ovarfach vorhanden.

Alvaradoa weicht klar von allen andern untersuchten Gattungen der untersuchten Familien ab, indem sie als einzige ihre Mikropylen nach unten richtet.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass ausgehend von einer Grundzahl von 2 SA pro Ovarfach (Zanthoxyleae, Boronieae, Diosmeae, Cusparieae, Rigiostachyoideae, Alvaradoideae) einerseits eine Tendenz zur Reduktion (Toddaliaceae, Clauseneae, Simarouboideae, Kirkioideae) und andererseits eine Tendenz zur Vermehrung (Ruteae, Flindersioideae, Citreae) besteht.

d) Akrostylie - Anakrostylie - Basistylie

Bei den meisten Vertretern der Rutaceae und Simaroubaceae wölbt sich der Fruchtknoten über die Ansatzstelle des Griffelastes auf. GUT (1966) bezeichnet diese aufgewölbten Ovarteile als "Fruchtknotenkapuzen". Je nach Lage der Griffelansatzstelle sprechen wir von akrostylen, anakrostylen oder basistylen Gynoeceen (HARTL 1962). An der Bildung der Fruchtknotenkapuze sind in wechselndem Ausmass ein gegenüber jenem der ventralen Teile stärker gefördertes Längenwachstum und ein Dickenwachstum der dorsalen Teile beteiligt. Dieses allein führt nach GUT (1966) zu einer nur scheinbaren, die Ovarhöhle nicht miteinbeziehenden Aufwölbung. Er unterscheidet denn auch a) lediglich eine Verdickung der Fruchtknotenwand (z.B. *Choisya*) und b) eine reale Ueberwölbung der Ansatzstelle des Griffelastes (z.B. *Ruta*).

Bei meinen Untersuchungen konnte ich beobachten, dass bei den Gruppen vom apokarpen Grundtyp, nämlich bei den Rutoideae, Flindersioideae, Simarouboideae und Kirkioideae die Gynoeceen fast durchgehend anakrostyl sind, wobei die Griffeläste meist etwa auf dem Niveau der Ovarhöhlenmitte inseriert sind. Eine Ausnahme bildet auch hier wieder *Zanthoxylum*, das wie zahlreiche Toddaliaceae akrostyle Gynoeceen aufweist. Eine Ausnahme unter den Simarouboideae stellt die im Ovar synkarpe *Soulamea* dar, bei der die Gynoeceen fast akrostyl zu sein scheinen. Bei den Rigiostachyoideae, einer weiteren Gruppe vom apokarpen Grundtyp, finden sich mit *Guilfoylia* und *Cadellia* wie bei *Suriana* (GUTZWILLER 1961) die einzigen Gattungen der 2 Familien mit basistylen Gynoeceen. Bei den Toddaliaceae und Citroideae scheinen die Fruchtknoten nur vereinzelt über die Ansatzstellen der Griffeläste aufgewölbt zu sein. Bei diesen Unterfamilien mit stets synkarper Ovar kann aber wie bei *Soulamea* oft beobachtet werden, dass die aufgewölbten Teile des Ovars mit den Griffelästen vereint sind und so ein kompaktes Ovardach bilden, so dass äusserlich die Akrostylie nur vorgetäuscht wird. HARTL (1962) spricht in diesem Zusammenhang von "kongenitaler Verwachsung der aufsteigenden und absteigenden Karpellwand". Bei sehr starker realer Aufwölbung kann so im Querschnitt zwischen den inneren Oberflächen des aufgewölbten Ovars und des Griffelastes eine parenchymatische Zone beobachtet werden (z.B. *Poncirus*). Für diese Bildung führte HARTL (1962) den Begriff "Apikalseptum" ein. Interessant ist in diesem Zusammenhang ein Vergleich der nahe verwandten Gattungen *Poncirus* und *Citrus*. Nach GUT (1966) bildet *Citrus* im Unterschied zu *Poncirus* keine Fruchtknotenkapuzen. Diese Beobachtung muss nun dahingehend präzisiert werden, dass *Citrus* zwar keine Apikalsepten bildet, seine Ovarien aber je nach Art in unterschiedlichem Masse aufgewölbt und mit den Griffelästen zu einem kompakten Ovardach vereint sind. Es kann somit festgehalten werden, dass die synkarpen Vertreter der Rutaceae und Simaroubaceae wie die apokarpen im Prinzip ein anakrostyles Gynoeceum bilden, die oft beobachtete Akrostylie also nur vortäuschen, und dass sich sowohl die apokarpen als auch die synkarpen Arten lediglich im Ausmass der realen und der scheinbaren Aufwölbung unterscheiden.

Die beiden oben erwähnten Anteile an der Bildung der Fruchtknotenkapuze führen dazu, dass nicht unbedingt jene Gattungen am ausgeprägtesten anakrostyl sind, die die grösste Ueberwölbung zeigen, sondern jene mit der ausgeprägtesten realen, also die Ovarhöhlen miteinbeziehenden Aufwölbung. Am deutlichsten ist dies natürlich bei den basistylen Rigiostachyoideae (und bei *Suriana*) der Fall.

Bei den Zanthoxyleae (ohne *Zanthoxylum*), Boronieae, Diosmeae, Cusparieae, Flindersieae, Simarouboideae und Kirkioideae kommt im Sinne von GUT (1966) eine scheinbare Aufwölbung des

Ovars vor, d.h. sie erfasst nur die Ovarwand. Besonders auffällig ist dies bei den Diosmeae wie auch bei *Eriostemon* mit der relativ höchsten Ueberwölbung innerhalb der Rutaceae.

Relativ hohe Kapuzen werden auch bei den Ruteae gebildet, insbesondere bei *Boenninghausenia* und *Dictamnus*. Hier kommt aber im Sinne von GUT (1966) eine reale Aufwölbung vor, d.h. sie erfasst auch die Ovarhöhle.

Bei den Toddalieae erfolgt vor allem ein Dickenwachstum der Ovarwand, wobei die aufgewölbten Teile mit den Griffelästen ein kompaktes Ovardach bilden. Eine Ausnahme bildet *Phellodendron*, bei der das Längenwachstum der dorsalen Ovarteile etwas ausgeprägter ist und damit kurze Apikalsepten vorkommen.

Es fällt auf, dass die relativen Anteile der beiden Bildungsformen der Fruchtknotenkapuze innerhalb der Rutoideae und Simaroubodeae für die einzelnen Triben einheitlich sind, bei den Toddaloideae aber *Phellodendron* von den andern untersuchten Gattungen abweicht. Bei den Citroideae sind sogar innerhalb einer Subtribus diese Anteile sehr variabel, wie der obige Vergleich von *Poncirus* und *Citrus* zeigt. Ein solcher Vergleich kann auch bei den Clauseneae gemacht werden, wo *Glycosmis* und *Murraya* scheinbar akrostyl sind, während bei *Clausena* Apikalsepten gebildet werden.

e) Entwicklung des Gynoecliums

Während bei allen Gattungen der Rutoideae, Toddaloideae, Simaroubodeae und Kirkioideae, bei denen die Ontogenese untersucht wurde, zunächst der apokarpe Bereich stärker gefördert wird, ist es bei den Citroideae von Anfang an der synkarpe. Bei den Rutoideae und Simaroubodeae dominiert bis zuletzt der apokarpe Bereich, bei den Toddaloideae und Kirkioideae dagegen erfolgt in späteren Stadien eine stärkere Förderung des synkarpes Bereichs. Bei allen 4 Unterfamilien fusionieren gleichermassen die Griffeläste postgenital. Bei den Toddaloideae entsteht dadurch ein scheinbar vollständig synkarpes Gynoeclium. Wie die Kirkioideae mit ihrem Karpophor unterscheiden sie sich gegenüber den Rutoideae und Simaroubodeae insbesondere durch das synkarpe Ovar.

Bei den meisten untersuchten Gattungen der Rutaceae werden die Griffeläste in der Ontogenese relativ spät gebildet, nämlich erst dann, wenn die sich gegen das Blütenzentrum neigenden Karpelle dieses überdeckt haben. Dies kommt insbesondere bei Gattungen mit postgenitaler Verwachsung der Griffeläste und mit ausgeprägter Anakrostylie vor (z.B. *Ruta*). Dieselben Beobachtungen machten auch HARTL & SEVERIN (1980) bei gewissen Monokotylen mit postgenitaler Karpellverwachsung. Die Citroideae sowie aus den Toddaloideae die Gattung *Phellodendron* bilden dagegen im Vergleich mit den andern Rutaceae die Griffeläste früh, noch bevor die Karpelle das Blütenzentrum überdecken. Eine relativ späte Bildung der Griffeläste beobachtete VAN HEEL (1983) bei *Quassia amara*. Nach meinen Befunden bilden die Simaroubaceae wie auch *Skimmia* im Zeitpunkt der Bildung der Griffeläste eine intermediäre Form zwischen den Rutoideae und Citroideae. Bei den Citroideae kommt zusätzlich zur frühen Bildung der Griffeläste ein grosser, unreduzierter Dorsalmedianus vor, wogegen er bei den andern Vertretern der Rutaceae/Simaroubaceae meist mehr oder weniger reduziert und gegenüber den ihn begleitenden kleinen, dorsalen Bündeln nicht besonders hervorgehoben ist. Ein ausgeprägter Medianus ist offenbar die Folge eines frühen Längenwachstums der Karpelle, ein reduzierter Medianus dagegen jene eines ausgeprägteren Breitenwachstums bei gleichzeitig verlangsamttem Längenwachstum. Alle diese scheinbar so verschiedenartigen Bildungen (die späte Bildung der Griffeläste, ihre postgenitale Fusion, die ausgeprägte Anakrostylie und der reduzierte Dorsalmedianus) scheinen also miteinander in Zusammenhang zu stehen. Nach GUT (1966) ist ein unreduzierter Leitbündelverlauf eines der zahlreichen konservativen Merkmale bei den Citroideae.

In dieser Arbeit wurde nicht das gesamte Leitbündelmuster untersucht. Es wird deshalb auf die Arbeiten von MOORE (1936) und von GUT (1966) verwiesen. Meine Beobachtungen beschränken sich auf die Dorsalmediäni sowie auf die je 2 Lateralbündel pro Karpell. Diese spalten sich im Ovar meist auf, wobei der eine Ast die SA, der andere den Griffel versorgt. Bei manchen Gattungen der Rutoideae, Toddaloideae und Simaroubodeae erfährt der Medianus zusammen mit den andern dorsalen Bündeln noch weitergehende Reduktionen. Sie können, wie dies GUT (1966) bei *Coleonema* und *Ptelea* beobachtete, im Extremfall ganz fehlen. Beide Gattungen bilden übrigens ein zentrales, einheitliches TMG, so dass das Fehlen der dorsalen Leitbündel bei der Anthese möglicherweise auch als Folge des

Pädomorphose-Phänomens (siehe Abschnitt a) gedeutet werden kann.

Eine Besonderheit kann einmal mehr bei *Zanthoxylum* beobachtet werden, indem der Dorsalmedianus auch im Griffel vorkommt, während die Lateralen hier fehlen. Auch bei *Citrus*, *Fortunella*, *Guilfoylia* und *Kirkia* ziehen die Dorsalmediani bis in den Griffel, dies aber in Begleitung der Lateralen. Diese Gattungen zeigen demnach im Griffel die geringsten Reduktionen. Das Gegenteil wird u.a. bei *Boronia*, *Eriostemon*, *Coleonema* und *Quassia* beobachtet, indem bei diesen Gattungen nur noch einer der 2 Lateralen durch den Griffel zieht.

f) Oeldrüsen

Nach ENGLER (1931) sind die mehrzelligen, ätherisches Öl enthaltenden Drüsen das alle Rutaceae verbindende und sie von den nahestehenden Simaroubaceae und Burseraceae unterscheidende Merkmal. Dies sind kugelige Hohlräume, die von einer mehrzelligen Schicht kleiner, intensiv rot anfärbbarer Zellen ausgekleidet sind. Sie sind lysigener (z.B. *Poncirus*, *Citrus*) oder schizolysigener Natur (z.B. *Ruta*) (HEINRICH 1969, PETERSON et al. 1978). Sie sind bei allen Vertretern der Familie auch im Gynoeceum stets vorhanden, aber in ihrer Zahl und Lage in den einzelnen Gattungen sehr verschieden.

Meistens sind die Ölbehälter relativ klein und liegen in grösserer Zahl subepidermal an den Karpellaußenseiten im Bereich des Ovars, seltener auch im Bereich von Griffel und Discus (oder Gynophor). Gelegentlich befinden sie sich subepidermal in speziellen Emergenzen an der Oberfläche des Gynoeceums ("äussere Drüsen" bei *Dictamnus*, *Calodendrum*, *Ptelea* und *Clausena*), oder unter kleineren Vorwölbungen (z.B. *Ruta montana*) oder Einbuchtungen (z.B. *Ruta graveolens*) der Ovaroberfläche. Oft werden an exponierten Stellen des Gynoeceums auch speziell grosse Ölbehälter gebildet, und zwar meist je eine pro Karpell, seltener 2 (z.B. *Murraya*), apikal in Fruchtknotenkapuzen (z.B. *Choisya*, *Coleonema*) und (oder) im Narbenbereich (z.B. *Choisya*, *Pilocarpus*, *Murraya*). Nach TILLSON & BAMFORD (1938) befinden sich grosse Oeldrüsen stets an der Spitze von Leitbündeln. Nach meinen Beobachtungen befinden sich kleinere Oeldrüsen am Ende von kleinen Abzweigungen der Leitbündel. Die Grösse der Oeldrüsen und das Kaliber der sie versorgenden Gefässe scheinen also korreliert zu sein.

Wie die in Klammern erwähnten Beispiele andeuten, scheinen die Merkmale der Oeldrüsen keine grosse systematische Bedeutung zu haben. Gelegentlich können sie aber dennoch Gattungen, die auch sonst zahlreiche Gemeinsamkeiten haben, zusätzlich verbinden. Ein Beispiel dafür sind *Euodia* und *Phellodendron*, die beide in den voll ausgebildeten Gynoeceen der weiblichen Blüten zahlreiche kleine Drüsen unter oberflächlichen Einbuchtungen des Ovars besitzen, und in den verkümmerten, in beiden Gattungen ähnlich aussehenden Gynoeceen der männlichen Blüten je eine grosse Drüse mitten in jedem Karpell. Ein weiteres Beispiel liefern die Diosmeae, wo ich bei allen untersuchten Arten im Ovar je eine grosse Drüse oben in den Karpellen beobachtete. Das Merkmal verbindet also alle Gattungen der Diosmeae untereinander und auch mit *Eriostemon*, einer ebenfalls pentameren Gattung mit ähnlich hohen Kapuzen aus den Boronieae, sowie mit *Flindersia*.

Die Bildung von grossen, spezialisierten Oeldrüsen im Ovar kann als abgeleitetes Merkmal gedeutet werden. Dies zum einen, weil es meist in jenen Gattungen vorkommt, die auch in andern Merkmalen als abgeleitet erscheinen, zum andern, weil es von einer Zahlen-Reduktion der übrigen, kleinen Oeldrüsen begleitet sein kann. Den Extremfall bildet hier wieder die Gattung *Zanthoxylum*, die in jedem Karpell nur noch einen, dafür aber besonders grossen Ölbehälter im Ovar bildet.

Mehrzellige Oeldrüsen trennen, wie oben erwähnt, die Rutaceae von den Simaroubaceae. Trotzdem beobachtete ich bei 2 Gattungen der Simaroubaceae, *Harrisonia* und *Soulamea*, im Gynoeceum zahlreiche Oelzellen. Diese sind hier aber nicht zu kugeligen Behältern vereint, sondern liegen zerstreut im Gewebe von Ovar und Gynophor. Ob ihnen innerhalb der Familie eine systematische Bedeutung zukommt, kann ich anhand der in dieser Arbeit untersuchten Pflanzen nicht beurteilen. Auffallend ist lediglich, dass es sich hier um 2 der wenigen Simaroubaceen - Gattungen mit synkarpem Ovar handelt. Auch ENGLER (1931) erwähnte das Vorkommen von Oelzellen in der Rinde, dem Mark und dem Blattparenchym, so u.a. bei *Ailanthus* und *Simarouba*. Nach seiner Ansicht ist das Merkmal von sehr geringer systematischer Bedeutung.

Die Abtrennung der Simaroubaceae von den Rutaceae als eigene Familie nur aufgrund der fehlenden Oelbehälter ist nach HARTL (1957, 1958) nicht unbedingt gerechtfertigt. Er untersuchte die Bildung und Struktur des Endokarps als ein weiteres Merkmal, um die Gynoeceen aufeinander beziehen zu können. Dabei fand er Übereinstimmungen zwischen den Rutaceen und Simaroubaceen, indem bei beiden Familien die Karpellinnenepidermis das Endokarp durch Teilungsaktivität in perikliner Richtung liefert. Nach seiner Beurteilung stehen die Rutaceae hinsichtlich des Endokarps wie auch zahlreicher anderer Merkmale näher bei den Simaroubaceae als bei den Citröideae.

g) Discus und Gynophor

Charakteristisch für die Rutaceae und Simaroubaceae ist die Lage des nektarsezierenden Gewebes, das, wie bei allen "Disciflores" (BEILLE 1901), stets zwischen Androeceum und Gynoeceum gebildet wird. Es ist oft auch morphologisch gut von diesen Organgruppen abgrenzbar und wird darum als "Gynophor" oder "Discus" bezeichnet (z.B. ENGLER 1931). GUT (1966) verwendet den Begriff "Gynophor" in Fällen, wo das Internodium zwischen Androeceum und Gynoeceum gestreckt erscheint, und den Begriff "Discus" in solchen, wo sich dort ein mehr oder weniger auffälliges ring-, polster- oder becherförmiges Gebilde befindet. An der Bildung eines Gynophors sieht er die Beteiligung der Blütenachse und der Karpelle (namentlich der Karpellstiele), an jener eines Discus vor allem die der Blütenachse. Bei dieser Betrachtungsweise wird die Blütenachse als eigenes, von den Perianth-, Staub- und Fruchtblättern abgrenzbares Organ angesehen. In den folgenden Betrachtungen wird die Bildung eines Gynophors oder einer der verschiedenen Discusformen als die Folge von unterschiedlicher Wachstumsförderung einzelner Teile im Bereich der Blütenbasis interpretiert. Bei *Euodia*, *Phellodendron*, *Skimmia* und *Citrus* ist der Gynophor im Vergleich zum Gynoeceum bei den männlichen Blüten relativ grösser als bei den weiblichen, absolut gesehen aber bei beiden etwa gleich gross. Die Ausbildung eines Discus oder Gynophors ist also unabhängig von der Entfaltung des Gynoeceums.

Bei den untersuchten Vertretern der Zanthoxyleae finden wir ein relativ starkes Längen- bei gleichzeitigem und regelmässigem Dickenwachstum der Gynoeceumbasis. Bei *Euodia* und *Choisya* entsteht auf diese Weise ein dicker, eüförmiger Gynophor, der aussen ringförmig auf seiner ganzen Länge nektarsezierendes Gewebe enthält. Bei *Zanthoxylum* macht die nektarsezierende Gewebe bildende Blütenbasis eine wulstartige Verdickung und kann darum als Übergangsform zwischen einem Gynophor und einem Discus angesehen werden.

Bei den untersuchten Vertretern der Boroniaceae wird an der Basis des Gynoeceums stets ein Discus gebildet. Dieser kann beispielsweise schelbenförmig (*Boronia spathulata*), wulstförmig (*Boronia megastigma*), dick und becherförmig (*Boronella*) oder in dicke Lappen gegliedert sein (*Zieria*).

Deutlich von allen andern Gruppen innerhalb der 2 Familien weicht bei den Diosmeae die Lage des nektarsezierenden Gewebes ab. Das Gynoeceum erscheint eingesenkt in einen Becher aus Perianth, Androeceum und Discus. Das Längen- und Dickenwachstum der Blütenbasis erfasst neben dem Gynoeceum auch die Perianth- und Staubblätter und schiebt diese so hinauf, dass sie am Discusbecher inseriert erscheinen. In der Tribus finden wir die einzigen Vertreter der Rutaceae mit diesem Merkmal. Der Discus kann hier also als eine Bildung der ganzen Blütenbasis angesehen werden. Das Längenwachstum der Gynoeceumbasis allein dagegen ist bei den Diosmeae sehr unterschiedlich, d.h. es ist bei *Calodendrum* sehr ausgeprägt und bei *Coleonema* gehemmt. Dadurch wird bei *Calodendrum* das Ovar weit aus dem Becher herausgehoben, während es bei *Coleonema* tief darin eingesenkt erscheint. Das nektarsezierende Gewebe liegt stets in der basalen Dickenwachstumszone.

Bei den Cuspariaceae ist das Längenwachstum der Gynoeceumbasis gehemmt, während das Dickenwachstum sehr ausgeprägt ist. Dabei wird bei *Erythrochiton* der entstehende Wulst nach oben gebogen, so dass wie bei den meisten andern Vertretern der Cuspariinae (ENGLER 1931) das Ovar tief eingesenkt in einem krugförmigen, nektarsezierenden Discus erscheint. Bei *Pilocarpus* dagegen wird auch das Ovar bis zum unteren apokarpen Bereich vom Dickenwachstum erfasst, so dass ein kurzer, dicker Gynophor entsteht. Das nektarsezierende Gewebe erstreckt sich in 8 Sektoren bis in den Ovarbereich hinauf, und zeigt darin eine Ähnlichkeit zu *Ruta*. GUT (1966) interpretierte diese Sektoren als mit den Karpellen verwachsene Discuslappen. KAASTRA (1982) dagegen bezeichnet den synkarpen Bereich des Gynoeceums als "kugeligem Gynophor". Wie die Cuspariinae bildet auch *Flindersia* einen

hohen, krugförmigen Discus.

Die Gestalt der Gynoeclumbasis sowie die Lage des nektarsezierenden Gewebes ist bei den Ruteae sehr variabel. Bei *Ruta* wird Nektar im ganzen Bereich des kurzen und massiven Gynophors bis hinauf in den synasciatischen Teil der Ovarhöhlen gebildet, bei *Dictamnus* dagegen nur an der Basis des säulenförmigen Gynophors, und bei *Boenninghausenia* im kleinen, becherförmigen Discus an der Basis der stark verlängerten Gynoeclumbasis.

Die Lage des nektarsezierenden Gewebes ist bei den Toddaleae variabel und liegt bei *Phellodendron* in der unteren Hälfte des kurzen, säulenförmigen Gynophors, bei *Ptelea* in dessen wulstartig verdickten Teil, bei *Skimmia* in einem kleinen und bei *Acronychia* in einem dicken Discus.

Bei den in dieser Arbeit untersuchten Vertretern der Clauseneae wird der Nektar in einem kurzen Gynophor (*Clausena*) oder in einem kleinen, polsterförmigen Discus (*Murraya*, *Glycosmis*) gebildet. Auch ein wulstförmiger, aber massiver Discus ist bei den Citreae vorhanden.

Bei den wenigen untersuchten Vertretern der Simarouboideae, sowie bei *Kirkia* und *Alvaradoa*, wird wie bei den Boronleae meist ein wulstförmiger Discus gebildet. Dies ist auch bei *Quassia* der Fall, wo CRONQUIST (1944) von einem kurzen Gynophor spricht. Bei *Alanthus* erfasst das Dicken- und Längenwachstum der Blütenbasis neben dem Gynoeclum auch das Androeclum, so dass der 2-teilige, grosse und lappenförmige Discus entsteht. Die Gattung *Harrisonia*, die auch in andern Merkmalen des Gynoeclums deutlich von den andern Simarouboideae abweicht, bildet den Nektar in einem kurzen Gynophor.

Weder einen Discus noch einen Gynophor weisen *Suriana* und *Guilfoylia* auf. Sie weichen in dieser Beziehung deutlich von den andern in dieser Arbeit untersuchten Vertretern der 2 Familien ab. Nach GUTZWILLER (1961) trifft dies bei den Rigiostachyoideae auch für *Cadellia* zu, während bei *Rigiostachys* ein Discus und ein Gynophor vorkommt.

h) Fruchtbildung und Verbreitungsbiologie

Die Bildung und Struktur der Ovarwand, wie sie im Hinblick auf den späteren Fruchttyp wichtig ist, wurde in dieser Arbeit nicht untersucht. Ich verweise dazu auf die Arbeiten von HARTL (1957, 1958). Bei der Anthese lässt sich in den meisten Fällen das spätere Endokarp durch die kleinzellige, plasmareiche Auskleidung der Ovarhöhlen vom oft schon stärker vakuolisierten äusseren Gewebe, dem Exokarp, abgrenzen. Die 2 Bereiche der Ovarwand differenzieren sich unterschiedlich gegeneinander bis zur Fruchtreife bei den verschiedenen Unterfamilien.

Bei den Rutoideae entwickelt sich das Gynoeclum, nachdem der Griffels abgefallen ist, zu harten, sich balgartig (nur ventral) oder hülsenartig (ventral und dorsal) öffnenden Teilfrüchten. Das Endokarp ist dünn, trocken und pergamentartig, das Exokarp hart und verholzt. Weil das Endokarp bei seiner Bildung in der Mediane des Karpells nicht mehrschichtig wird, wird es bei der Fruchtreife in 2 Hälften (= Klappen) geteilt, und seine Austrocknung und Schrumpfung führt zur Dehiscenz des Karpells (HARTL 1957). Bei den meisten Gattungen (ausser den Rutinae) löst sich das Endokarp vom Exokarp ab. Bei allen untersuchten Rutoideae entlassen die Teilfrüchte ihre Samen noch vor dem Abfallen von der Pflanze. Sie sind, mit Ausnahme der Rutinae, aktive Ballisten, indem sie die Samen als Folge der Explosion des sich durch Austrocknung ablösenden Endokarps wegschleudern (VAN DER PIJL 1982). GEISENHEYNER (1915) hat den Vorgang am Beispiel von *Dictamnus* beschrieben. Die fehlende Ablösung des Endokarps vom Exokarp bei den Rutinae kommt daher, dass bei der Bildung des Endokarps auch die Rückenregion mehrschichtig wird. Bei *Ruta* öffnet sich die Teilfrucht nicht explosiv, sondern durch korkenzieherartige Einkrümmung des sich nicht ablösenden Endokarps. Interessant ist auch ein Vergleich der harten, warzigen Teilfrüchte von *Calodendrum* und *Flindersia*, die in beiden Gattungen gross sind und ähnlich aussehen. *Calodendrum* mit sich nur am Rande des Karpells ablösendem Endokarp vermittelt in diesem Merkmal zwischen den übrigen Diosmeae mit sich ganz ablösendem Endokarp und den Flindersleae mit sich nicht ablösendem Endokarp.

Eine häufige Verbreitungsweise bei den Rutoideae ist, wie oben gezeigt, Autochorie. Bei *Coleonema* wurden zudem Elaiosomen beobachtet, d.h. die Autochorie kommt in dieser Gattung wahrscheinlich kombiniert mit Myrmecochorie vor. Elaiosomen und Myrmecochorie fand BERG (1975) auch bei

Insgesamt 88 von 139 untersuchten Arten der australischen Gattungen *Boronia*, *Crowea*, *Eriostemon* und *Phoebe*. Dagegen ist bei den in dieser Arbeit untersuchten Gattungen der Subtribus *Euodinae*, nämlich bei *Zanthoxylum*, *Euodia* und *Melicope*, die Verbreitungsweise wahrscheinlich Ornithochorie, denn ihre exponierten Samen bleiben zunächst an der offenen Teilfrucht hängen. Ausserdem sind sie schwarz und bilden einen starken Kontrast zu den roten Fruchtwänden.

Bei *Haplophyllum*, einer Untergattung von *Ruta*, erfolgt keine Dehiscenz der Teilfrüchte. Nach HARTL (1957) vermittelt die Gattung wegen der erwähnten Merkmale zu den Toddalioideae. Indehiscente Teilfrüchte als Folge eines sich nicht ablösenden Endokarps werden aber auch bei den Simaroubaceae (ohne *Harrisonia* und *Soulamea*), Kirkiaceae, Rigiostachyoideae (ohne *Guilfoylia*, GUTZWILLER 1961) und Surianaceae gebildet. Bei den Toddalioideae wie auch bei *Harrisonia* und *Soulamea* werden Schliessfrüchte gebildet, deren Endokarp häutig (z.B. *Ptelea*) oder holzig (z.B. *Skimmia*), und deren Exokarp häutig (z.B. *Ptelea*), knorpelig (z.B. *Phellodendron*) oder fleischig (z.B. *Skimmia*) ist. Zu den Citroideae scheint *Acronychia* zu vermitteln, denn ihr Endokarp bildet in den Fruchtfächern kleine Würzchen, die den frühesten Anlagen der Pulpa-Emergenzen von *Citrus* gleichen. Die einsamigen Nüsschen der Simaroubaceae und die Schliessfrüchte der Toddalioideae zeigen vielfältige Verbreitungsweisen, so beispielsweise Zoochorie (z.B. *Skimmia*, *Quassia*) und Anemochorie (z.B. *Ptelea*, *Ailanthus*).

Bei den Citroideae und bei *Guilfoylia* als Ausnahme unter den Rigiostachyoideae werden Beerenfrüchte gebildet. Das Exokarp ist fleischig (z.B. *Murraya*) oder lederartig (z.B. *Poncirus*), während das Endokarp bei den Citroideae und manchen Clauseneae (z.B. *Murraya*) eine "Pulpa" aus langen, in das Fruchtfach wachsenden und meist saftreichen Emergenzen bildet. Bei *Murraya* ähneln diese Zotten jenen bei *Citrus* in einem unentwickelten Zustand (HARTL 1957). Die Verbreitungsweise bei den Citroideae ist Endozoochorie, wahrscheinlich meist Theriochorie, z.B. durch Primaten (MUELLER 1955, VAN DER PIJL 1982).

I) Bau der Blüte

Der typische Blütenbauplan der Rutaceae und Simaroubaceae kann wie folgt charakterisiert werden: Die Blüten sind pentazyklisch und isomer (tetra- oder pentamer). Wo die Isomerie auch die Karpelle erfasst, stehen diese, entgegen der Alternanzregel, stets in epipetaler Position. In manchen Gattungen (z.B. *Choisya*, *Dictamnus*) wird die Isomerie gelegentlich gestört, indem ein zusätzliches Karpell gebildet wird. Dieses schließt sich aber in solchen Fällen so zwischen 2 andere, dass ihre epipetale Position erhalten bleibt. ECKERT (1966) beobachtete bei den Rutaceae und Simaroubaceae "echt diplostemone" Blüten (z.B. *Ruta*, *Irvingia*), "schwach obdiplostemone" Blüten (z.B. *Choisya*, *Dictamnus*), "obdiplostemone" Blüten (z.B. *Correa*, *Ailanthus*), sowie "sekundär obdiplostemone" Blüten, mit ursprünglich einem einzigen Staubblattwirtel (z.B. *Agathosma*). Dabei interpretierte sie obdiplostemone Blüten gegenüber diplostemonen als abgeleitet.

Bei den Zanthoxyleae kommen sowohl zwittrige (*Melicope*, *Choisya*) als auch getrenntgeschlechtige (*Zanthoxylum*, *Euodia*) Blüten vor. Es besteht in der Tribus auch eine Tendenz zur Reduktion des epipetalen Staubblattwirtels, beginnend bei *Choisya* mit gegenüber dem episepalen Wirtel leicht verkürzten Filamenten und endend bei *Euodia* mit haplostemonen Blüten.

Aus den Zanthoxyleae weicht die Gattung *Zanthoxylum* besonders deutlich vom typischen Blütenbauplan der Rutaceae/Simaroubaceae ab. Sie ist diözisch und hat nicht-isomere Blüten mit einem reduzierten Perianth aus 5-8 kleinen Tepalen. Dies kann als Hinweis für die schon oft geäußerte Meinung (z.B. MOORE 1936) gewertet werden, dass *Zanthoxylum* innerhalb der Rutaceae eine abgeleitete Form darstellt. Bei der weiblichen Blüte ist auch das Androeclum stark reduziert, und bei der männlichen Blüte das Gynoeclum.

Die Boronieae, Diomeae, Cusparieae und Ruteae verwirklichen meist den charakteristischen Bauplan der Rutaceae/Simaroubaceae, d.h. ihre Blüten sind pentazyklisch, isomer, und haben epipetal stehende Karpelle. Dies trifft auch für mein Material von *Calodendrum* zu, entgegen SAUNDERS (1937), die in der Gattung einen der seltenen Fälle von episepaler Stellung der Karpelle bei den Rutaceae beobachtete. Bei den Boronieae erfahren die Staubblätter des epipetalen Wirtels mannigfaltige Abwandlungen: sie sind

etwa gleich lang wie jene des episepalen Wirtels (z.B. *Phebalium*), kürzer (z.B. *Eriostemon*, *Boronia*), staminodial (z.B. *Boronia megastigma*) oder fehlend (z.B. *Zieria*). Bei den Diosmeae habe ich im epipetalen Wirtel stets staminodial ausgebildete Staubblätter beobachtet, während bei den Cusparieae die Blüten meist haplostemon sind.

In der Gattung *Flindersia* kommen sowohl zwittrige als auch getrenntgeschlechtige Arten vor. Sie haben isomere Blüten, die entweder (ob)diplostemon (mit Staminodien im epipetalen Wirtel) oder haplostemon sein können.

Die Toddalieae zeigen eine Tendenz zu getrenntgeschlechtigen, isomeren (meist 4-zählig) und haplostemonen Blüten. In der im Prinzip pentameren Gattung *Phellodendron* gibt es eine starke Tendenz zur Vermehrung der Organzahlen in jedem Wirtel.

Die meisten Vertreter der Clauseneae haben pentazyklische und isomere Blüten. Es gibt eine Tendenz zur Reduktion der Organzahl im Karpellwirtel (*Muraya*).

Auch bei den Vertretern der Citreae werden die Blüten pentazyklisch und isomer angelegt. Es besteht aber eine starke Tendenz zur Vermehrung der der meist leicht kürzeren epipetalen Staubblätter durch kollaterale Spaltung der Primordien (ENGLER 1931). Es gibt auch eine Tendenz zur Vermehrung der Karpelle. Diese sind in solchen Fällen nicht in die Blütenisomerie einbezogen. Alle Staubblätter scheinen aber nur in einem Wirtel zu liegen. Ihre Filamente haben die Tendenz zu seitlicher Verwachsung (z.B. *Citrus*) und zeigen damit Ähnlichkeiten zu den meisten Meliaceae. Für eine abschliessende Beurteilung dieses Sachverhaltes muss noch durch ontogenetische Untersuchungen die Art dieser Verwachsung in den beiden Gruppen verglichen werden.

Die Simarouboideae und Kirkioideae zeigen den typischen Bauplan der Rutaceae/Simaroubaceae mit oft pentazyklischen und isomeren Blüten. Dabei erfasst die Isomerie meist auch den Karpellwirtel. Es besteht aber eine schwache Tendenz zur Reduktion der Anzahl Karpelle (*Picrasma*, *Soulamea*). Bei den Simaroubeae ist eine schwache Tendenz zu eingeschlechtigen Blüten vorhanden (z.B. *Quassia simarouba*), bei den Picrasmeae und Soulameae dagegen eine starke, wobei CRONQUIST (1944) polygame (z.B. *Ailanthus*) und diözische Pflanzen (z.B. *Castela*) beobachtete. Polygam ist auch *Kirkia*. Nach IMMELMAN (1984) ist *K. wilmsii* funktionell diözisch. Die Staubblätter des epipetalen Wirtels erfahren mannigfache Abwandlungen: sie sind gleich lang wie jene des episepalen Wirtels (z.B. *Harrisonia*), kürzer (z.B. *Quassia*), staminodial (z.B. *Ailanthus*) oder fehlend (z.B. *Picrasma*, *Kirkia*).

Die Rigiostachyoideae wie auch *Suriana* haben isomere (5-zählig) und obdiplostemonen Blüten, mit gegenüber jenen bei den episepalen Staubblättern verkürzten Filamenten bei den epipetalen (GUTZWILLER 1961). Im Gynoeceum besteht eine Tendenz zur Reduktion der Karpellzahl.

Die Blüten weichen bei *Alvaradoa* relativ stark vom typischen Bauplan der Rutaceae/Simaroubaceae ab. Sie sind apetal und getrenntgeschlechtig. Während bei den männlichen Blüten die Staubblätter des epipetalen Wirtels staminodial sind, fehlen sie bei den weiblichen ganz. Bei den weiblichen Blüten ist das Gynoeceum mit 3 Karpellen nicht in die Blütenisomerie einbezogen, bei den männlichen ist es nicht vorhanden. Die Abweichung vom Bauplan der Rutaceae/Simaroubaceae ist zumindest bei den männlichen Blüten geringer als oben beschrieben, wenn man wie CRONQUIST (1944) die von ENGLER (1931) als Staminodien aufgefassten Organe als schlanke Petalen interpretiert.

4.2. PRIMAERE ODER SEKUNDAERE APOKARPIE BEI RUTALES?

a) Argumente für eine sekundäre Apokarpie

Die Synkarpie gilt bei den Angiospermen als ein abgeleitetes Merkmal, und sie wird bei den meisten Vertretern des mittleren und höheren Evolutionsniveaus beobachtet. Zu ihren wichtigsten Vorteilen gegenüber der Apokarpie zählen nach ENDRESS (1982) eine reguläre Verteilung sowie eine zentralisierte Selektion der Pollenschläuche, statt je einer getrennten Selektion in jedem Karpell. Selektionsvorteile für den apokarpen Gynoeceumbau bei der Anthese wurden dagegen noch nicht nachgewiesen. CARR & CARR (1961) werten das Fehlen eines Complutums bei zahlreichen primitiven Dikotyledonen als ein Hauptargument für den Erfolg der abgeleiteten synkarpen Formen. Dank dem

Comptum müssen zur Befruchtung aller SA nicht alle Narbenlappen bestäubt werden, was nach ihrer Ansicht ein abgeleitetes Merkmal ist. In verschiedenen Dikotyledonen-Familien des mittleren und höheren Evolutionsniveaus kommen apokarpe Gynoecien vor, die ebenfalls ein Comptum bilden. Sie erreichen es durch postgenitale Fusion der Karpelle (ENDRESS et al. 1983, FALLEN 1983, JENNY 1985, RAMP 1987). Dies trifft auch für die apokarpen Vertreter der Rutaceae und Simaroubaceae zu, mit Ausnahme einiger *Zanthoxylum*-Arten (z.B. *Z. simulans*), von *Suriana* und der wenigen einkarpelligen Vertreter wie z.B. *Gulfoylia*.

Für die Bildung des Comptums wurden in den beiden Familien 2 grundsätzlich verschiedene, sich teilweise aber auch ergänzende Trends beobachtet. Der eine führt zu einer Verlagerung des Comptums zur Spitze des Gynoeciums, denn für eine zentralisierte Selektion der Pollenschläuche scheint es günstig zu sein, wenn es sich möglichst nahe bei der Narbe befindet. In diesem Fall ist auch keine postgenitale Fusion auf der ganzen Länge des Griffels nötig, und bei manchen Gattungen der Rutoideae (z.B. *Euodia*, *Boronia*) erfolgt sie tatsächlich nur im Narbenbereich. Auch bei Sterculiaceen (JENNY 1985) und bei *Staphylea* (RAMP 1987) wurde nachgewiesen, dass das Comptum erstaunlich kurz ist. Der andere Trend führt zur Bildung eines zentralen, einheitlichen TMG. Daraus resultiert eine Verlängerung des Griffelbereichs, in der eine reguläre Verteilung der Pollenschläuche möglich ist. Diese Bildung ist innerhalb der Rutaceae besonders intensiv bei den Diosmeae, Cusparleae und manchen Boronieae verwirklicht.

Die postgenitale Fusion der apikalen Teile apokarper Gynoecien kann unter Umständen zu einer Kombination der Vorteile von Synkarpie und Apokarpie führen, weshalb diese evolutiv sekundär sein könnte (ENDRESS et al. 1983). Bei den Rutaceae wären in diesem Fall die Rutoideae mit ihren oft vollständig apokarpen Gynoecien gegenüber den Toddaliodeae und Citroideae mit ihren zumindest im Ovar synkarpen Gynoecien als höher evoluiert anzusehen.

Apokarpe Gynoecien mit Comptum kommen neben den Rutaceae und Simaroubaceae auch bei den Staphyleaceae, Sterculiaceae, Loganiaceae, Apocynaceae und Asclepiadaceae vor. Nach ENDRESS et al. (1983) ist es unwahrscheinlich, dass dieses Phänomen in den verschieden stark abgeleiteten Familien als Relikt vorkommt, sondern es ist wohl in diesen Familien unabhängig voneinander entstanden. Es ist auch denkbar, dass es sogar innerhalb der Rutaceae und Simaroubaceae mehrfach entstanden ist. Die strikte Aufteilung in apokarpe und synkarpe Unterfamilien und Triben, wie sie im System von ENGLER (1931) gemacht wird, ist somit mindestens fragwürdig.

b) Argumente für eine primäre Apokarpie

Während bei höher evoluierten Dikotyledonen wie etwa den Gentianales (z.B. Apocynaceae, FALLEN 1983) die sekundäre Apokarpie eindeutiger nachgewiesen werden kann, ist dies bei den Rurales nur bedingt möglich. Neben den bereits erläuterten Argumenten für eine sekundäre Apokarpie gibt es auch einige Hinweise, dass die Apokarpie bei den Rutaceae und Simaroubaceae evolutiv primär sein könnte. Dabei kann mit der Bildung eines Comptums durch postgenitale Verwachsung der freien Karpelspitzen auch der Selektionsdruck zur Ausbildung von Synkarpie wegfallen, und damit die Apokarpie eher bestehen bleiben.

Die Rutaceae werden aufgrund phytochemischer (WATERMAN 1975) und karyologischer (EHRENDORFER 1976) Merkmale direkt an die Magnoliidae angeschlossen. Dabei zeigen insbesondere die apokarpen Zanthoxyleae und die nur im Ovar synkarpen Toddaliaceae zahlreiche Übereinstimmungen mit den Magnoliidae, während die synkarpen Citroideae deutlicher abweichen. Allerdings werden aufgrund der karyologischen Merkmale die apokarpen Boronieae zusammen mit den teilweise apokarpen Diosmeae als die höchst evoluierten Rutaceae angesehen.

Auch das Ausbleiben einer postgenitalen Fusion und damit der Bildung eines Comptums bei manchen Arten der vollständig apokarpen Gattung *Zanthoxylum* deutet auf eine primäre Apokarpie hin.

Als Hinweis auf eine primäre Apokarpie ist auch die oft postulierte Verwandtschaft zwischen den Sapindales und den Leguminosae (DICKISON 1981) zu deuten, denn wie bei den Rutaceae und Simaroubaceae kommen bei den Leguminosae (UF Mimosoideae) apokarpe Gynoecien vor (neben den monokarpellaten allerdings selten), bei diesen jedoch ohne postgenitale Fusion der Griffeläste.

4.3. SYSTEMATIK UND EVOLUTION

In diesem Kapitel soll versucht werden, mit einem Vergleich der einzelnen Triben und Unterfamilien der Klärung der Frage um den Zusammenhang innerhalb und zwischen den Rutaceae und Simaroubaceae einen Schritt näher zu kommen. Anhand der Resultate dieser Arbeit werden die einzelne Gruppen verbindenden und die sie trennenden Merkmale und Entwicklungstendenzen im taxonomisch wichtigen Gynoecium erarbeitet. Dies soll einen weiteren Beitrag liefern zur noch laufenden Diskussion über das System von ENGLER (1931), in welchem die beiden Familien lediglich durch das Vorhandensein oder Fehlen der mehrzelligen Ölbehälter getrennt werden, und lediglich durch den Fruchttyp in apokarpe und synkarpe Unterfamilien und Triben gegliedert sind.

Die Familie der Rutaceae wurde zuerst von DE CANDOLLE (1822) charakterisiert: "Quant aux vraies Rutacées leur caractère essentiel consiste dans la structure des carpelles, lesquels, soit qu'ils se soudent ensemble, soit qu'ils restent isolés, offrent leur endocarpe sous la forme d'une coque bivalve élastique et cartilagineuse." Schon bei ihm erfolgte die Gliederung in Triben nach den Frucht- und Gynoeciumformen. Einige der zahlreichen u.a. bei BAILLON (1873) zu den Rutaceae gestellte Triben erhielten bei andern Autoren Familienrang, so die Simaroubaceae (z.B. BENTHAM & HOOKER 1862), Aurantiaceae (z.B. DE JUSSIEU 1825), Surianaceae (z.B. HALLIER 1908), und später auch die Kirkiaceae, Irvingiaceae und Rhabdodendraceae (z.B. TAKHTAJAN 1987). Aufgrund morphologischer und anatomischer Merkmale stellte PRANCE (1972) die monotypischen Rhabdodendraceae zu den Centrospermae (in die Nähe der Phytolaccaceae), CRONQUIST (1983) dagegen zu den Rosales. Nach PUFF & WEBER (1976) sind aber wegen zahlreicher gemeinsamer morphologischer, anatomischer und karyologischer Merkmale die Rhabdodendraceae und Rutaceae eng verwandt.

Wegen der unterschiedlichen Zuordnungen der Triben, und weil die Familien anhand der Blüten schwer gegeneinander abzugrenzen sind, dafür umso mehr anhand anatomischer Merkmale, entschloss sich ENGLER (1874) zu folgender Charakterisierung der nahe verwandten Familien: die Rutaceae durch das Aroma ihrer Blätter und Blüten (Öldrüsen), die Simaroubaceae durch die Bitterkeit der Rinde, und die Bursaceae durch den Harzreichtum. Deshalb wurden einige der bei BAILLON (1873) noch in die Rutaceae gestellte Gruppen (z.B. die Zygophylleae) von der Familie abgetrennt, und andere zu ihr überführt (z.B. die Flindersieae von den Meliaceae, *Amyris* von den Bursaceae). Erst in den "natürlichen Pflanzenfamilien" (ENGLER 1931) wurden auch *Dictyoloma* und *Spathelia* als eigene Unterfamilien von den Simaroubaceae zu den Rutaceae überführt.

Die bisher umfassendsten Untersuchungen zur systematisch so zentralen Struktur des Gynoeciums machte GUT (1966). Bei einigen Gattungen der Citroideae stellte er konservative Merkmale wie die Vielzahl der SA und den unreduzierten Leitbündelverlauf fest, betrachtete aber einen starken Verwachsungsgrad im Gynoecium als fortgeschrittenes Merkmal und beurteilte damit die Unterfamilie gegenüber den Rutoideae und Toddaliodeae als stärker abgeleitet. Die Kriterien des ENGLER'schen Systems wurden auch von andern Autoren kritisiert, so von GALLET (1913) aufgrund der anatomischen Struktur der Samenhülle, von BAERNER (1927) aufgrund serodiagnostischer Merkmale, von MOORE (1936) aufgrund des Leitbündelverlaufs, von HARTL (1957, 1958) aufgrund der Struktur und Herkunft des Endokarps, von BOESEWINKEL (1977, 1978) aufgrund der Entwicklung der Samenanlagen und der Testa, von WATERMAN (1975) aufgrund der Zusammensetzung der Alkaloide, von EHRENDORFER (1982) aufgrund von karyologischen Befunden und von DA SILVA & GOTTLIEB (1987) aufgrund der Zusammensetzung der Quassinoide und Limonoide.

Als Arbeitshypothese werden bei den nun folgenden Betrachtungen die in Kapitel 4.2. dargestellten Evolutionstrends zur Verlagerung des Compitums an die Griffelspitze, zu einem zentralen, einheitlichen TMG und zu apokarpen Früchten als die treibenden Kräfte in der Phylogenese der Rutaceae und Simaroubaceae angenommen. Anhand dieser Annahmen wurden die in Fig. 164 dargestellten Entwicklungslinien erarbeitet und postuliert. Dabei muss berücksichtigt werden, dass manche Merkmale sehr plastisch sind und unter Umständen mehrfach entstehen und wieder verschwinden können. Die Formen des TMG und des Compitums werden darum nicht einfach die von ENGLER (1931) für sein System verwendeten Frucht- und Gynoeciumtypen ersetzen können, wie dies auch andere Merkmale wie beispielsweise die von WATERMAN (1975) untersuchte Verteilung der Alkaloide allein nicht können.

Wir beginnen unsere Betrachtungen mit den Citroidae, die wegen zahlreicher konservativer Merkmale (cf. Kapitel 4.1.) als basale Gruppe erscheinen. Sie unterscheiden sich auffallend von den andern Gruppen der Rutaceae, und dies in mancher Hinsicht stärker als die eine eigene Familie bildenden Simaroubaceae. Die Citroidae werden denn auch gelegentlich als eigene Familie von den Rutaceae abgetrennt (De JUSSIEU 1825, SCHOLZ 1964). Sie ist nach ENGLER (1931) gekennzeichnet durch ein synkarpos Gynoecium und durch die Ausbildung von Beerenfrüchten. Weitere die Unterfamilie zusammenhaltende Merkmale sind der bereits erwähnte TMG-Typ, die relativ frühe Bildung der Griffeläste und die nassen, papillösen Narben. Nach GUT (1966) ist es auch die Vielzahl der SA. Er untersuchte allerdings nur *Poncirus* und *Citrus*. Seine Beobachtung ist somit dahingehend zu präzisieren, dass dieses Merkmal eine Tendenz innerhalb der Citreae darstellt, während bei den Clauseneae eher eine Tendenz zur Reduktion der Anzahl SA auf je eine pro Ovarfach besteht. Ausserdem sind in der Tribus auch die Karpellzahl und die Pulpa-Emergenzen häufig reduziert (z.B. *Murraya*), und bei *Glycosmis* oft auch das innere Integument. Die Clauseneae erscheinen deshalb gegenüber den Citreae als stärker abgeleitet.

Mit der postgenitalen Fusion der frei angelegten Griffelspitzen zu einer trichter- oder röhrenförmigen Narbe und der Verlagerung des Comptums in diesen Gynoeciumbereich zeigen die Citroidae ein eigentümliches, stark spezialisiertes Merkmal. Dieses kann als Hinweis auf eine Tendenz in Richtung Apokarpie mit postgenitaler Fusion der Karpellspitzen und damit zu einer Kombination der Vorteile von Apokarpie und Synkarpie interpretiert werden. Auch die Struktur des sterilen Gynoeciums der männlichen Blüten von *Citrus* deutet in diese Richtung.

Bei den Toddaloideae mit ihrem nur im Ovar synkarpen Gynoecium und mit der postgenitalen Fusion der Griffeläste ist diese Tendenz schon deutlicher erkennbar. Die Unterfamilie ist nach ENGLER (1931) durch Steinfrüchte gekennzeichnet. Es gibt zahlreiche Hinweise dafür, dass sie gegenüber den Citroidae stärker abgeleitet ist. So ist stets ein "geschlossenes" TMG und ein leicht reduzierter Leitbündelverlauf vorhanden, und es besteht ein starker Trend zu apikal inserierten SA, zur Reduktion ihrer Zahl auf je eine pro Ovarfach, sowie zu getrenntgeschlechtlichen und haplostemonen Blüten. Daneben deuten auch die kleinen Würzchen in den Fruchtfächern von *Acronychia* auf eine reduzierte Form der Pulpa-Emergenzen von *Citrus* hin. Gemeinsam mit den Citroidae haben die Toddaloideae die Verlagerung des Comptums an die Griffelspitze, sowie meist das konservative Merkmal eines nicht einheitlichen TMG. Auf einen stärkeren Ableitungsgrad gegenüber den Citroidae deuten auch die innerhalb der Unterfamilie beobachteten Entwicklungstrends in verschiedene Richtungen (Fig. 164). Diesen Trends wurde ENGLER (1931) durch die Gliederung in mehrere Subtriben gerecht. Nach WATERMAN (1975) und EHRENDORFER (1982) handelt es sich bei den Toddaloideae allerdings nicht um eine natürliche Gruppe. Nach meinen Beobachtungen haben *Sklimmia* und *Acronychia* (Toddallinae) in ihrer Gynoeciumstruktur zahlreiche Ähnlichkeiten mit den Vertretern der grössten Unterfamilie der Simaroubaceae, den Simarouboideae, die 2 andern in dieser Arbeit untersuchten Gattungen dagegen eher mit jenen der grössten Unterfamilie der Rutaceae, den Rutoideae. Dabei scheint *Phellodendron* (Phellodendrinae) in einer Linie zu einem Teil der Zanthoxyleae zu liegen, und *Ptelea* (Pteleinae) in einer zu den Ruteae, Boronieae, Diosmeae und Cusparieae. Diese verschiedenen Trends deuten darauf hin, dass die Apokarpie sowohl bei den Rutaceae als auch bei den Simaroubaceae möglicherweise mehrfach entstanden sein kann (cf. Kapitel 4.2.).

Unter den Triben der Rutoideae haben die Zanthoxyleae, insbesondere *Zanthoxylum*, in der Gynoeciumstruktur mehrere zu den Toddaloideae führende Merkmale. Früher wurden denn auch oft die Toddallae zusammen mit *Zanthoxylum* in die Tribus Zanthoxyleae gestellt (z.B. BAILLON 1873). Betrachten wir nun die beiden Gruppen genauer, so zeigt insbesondere *Phellodendron* zahlreiche gemeinsame Merkmale mit den Zanthoxyleae, insbesondere mit dem Komplex *Tetradium* - *Euodia* - *Melicope* und mit *Zanthoxylum*. Diese 4 Gattungen sind verbunden durch die Verbreitungsweise der Diasporen (aus der geöffneten Frucht heraushängende, schwarze und ornithochore Samen), das völlig apokarpe Ovar und den sehr kurzen apikalen Bereich der postgenitalen Fusion der Griffeläste. Hervorzuheben sind insbesondere auch die auffallenden Übereinstimmungen zwischen *Euodia* und *Phellodendron* (siehe Kapitel 4.1.). *Zanthoxylum* zeigt als einzige Gattung der Rutoideae das die Toddaloideae verbindende Merkmal der apikal inserierten SA. Auf die enge Verwandtschaft zwischen *Phellodendron*, *Zanthoxylum* und der Gruppe *Tetradium* - *Euodia* - *Melicope* wiesen auch HARTLEY

(1981) aufgrund verschiedener morphologischer Merkmale sowie NG et al. (1987) aufgrund der Zusammensetzung der Sekundärmetaboliten hin. Andererseits hat *Phellodendron* aber auch zahlreiche zu den Citroideae weisende Merkmale, so insbesondere die im Laufe der Ontogenese früh gebildeten Griffeläste, aber auch die Tendenz zur Vermehrung der Organzahlen und die nassen, papillösen Narben. Somit handelt es sich vermutlich bei den Phellodendrinae und mit ihnen auch bei der Gruppe *Tetradium-Euodia-Melicope* um ursprüngliche Vertreter der Rutoideae/Toddaliodeae. Diese Ansicht vertrat auch WATERMAN (1983), wobei er diese Gattungen wie auch *Zanthoxylum* sogar in die Nähe der "Proto-Rutaceae" stellte. *Zanthoxylum* zeigt aber auch stärker abgeleitete Merkmale (siehe Kapitel 4.1.), so dass ihre basale Stellung zumindest fragwürdig erscheint.

Die andern Gattungen der Zanthoxyleae unterscheiden sich von *Zanthoxylum* und der Gruppe *Tetradium-Euodia-Melicope* insbesondere durch die balgartigen Teilfrüchte und die autochore Verbreitungsweise der Diasporen. Ihre Einordnung in eine der beiden anhand der Gynoeciumstruktur postulierten Linien zu den Rutoideae ist schwer zu beurteilen, zumal in dieser Arbeit nur *Choisya* untersucht werden konnte. Für die Linie zur erwähnten Gruppe der Zanthoxyleae sprechen das nicht zentralisierte TMG und die Narbenstruktur, für jene zu den Boronieae, Diosmeae und Cusparieae die Anordnung der SA, der Fruchttyp und die zwittrigen, diplostemonen Blüten. Aus dem Grad der postgenitalen Verwachsung der Griffeläste sowie aus der Ontogenese des Gynoeciums können dagegen keine sicheren Schlüsse in die eine oder andere Richtung gezogen werden.

Gegenüber den andern untersuchten Gattungen der Toddaliodeae zeigt *Ptelea* auffällig viele Eigentümlichkeiten. Dies sind zum einen die anemochore Verbreitungsweise der Diasporen (geflügelte Nüsse) und die polygamen Blüten, zum andern aber auch mehrere zu den Rutoideae weisende Merkmale. Insbesondere ist hier das zentrale, einheitliche TMG zu erwähnen, das *Ptelea*, etwas weniger deutlich zwar, mit den Boronieae, Diosmeae und Cusparieae gemeinsam hat. Ausserdem sind in der Gattung die Narben nicht-papillös, was ich in der Familie sonst nur bei *Correa* (Boronieae) und bei *Erythroxylon* (Cusparieae) beobachten konnte. Andere Merkmale, die *Ptelea* von den übrigen Toddaliodeae unterscheiden, weisen dagegen zu den Ruteae hin, einer Tribus der Rutoideae, die sich deutlich von den 3 oben erwähnten abhebt. Dies sind beispielsweise die kleine, gegenüber dem dünnen Griffel nicht verbreiterte Narbe und die 2 nebeneinander in der Ovarhöhle stehenden und in der Mitte der Ovarhöhle inserierten SA. Auch nach GALLET (1913) steht *Ptelea* bezüglich der Struktur der Integumente nahe bei *Ruta*. Den wesentlichen Unterschied zu *Ptelea* zeigen die Ruteae in der Vermehrung der Anzahl SA und in deren zweireihiger Insertion an einer kopfförmig in die Ovarhöhle ragenden Plazenta. Dies ist eines der Merkmale, das die Gattungen der Ruteae verbindet und sie von den andern Triben der Rutoideae abgrenzt. Ein anderes dieser Merkmale ist das nicht zentralisierte TMG, das die Ruteae gegenüber den Boronieae, Diosmeae und Cusparieae als weniger abgeleitet erscheinen lässt. Auch das sich nicht vom Exokarp ablösende Endokarp bei den Rutinae deutet in diese Richtung, zeigen doch ihre Teilfrüchte damit ein gemeinsames Merkmal mit den Steinfrüchten der Toddaliodeae.

Das sich nicht ablösende Endokarp unterscheidet aber auch die Rutinae von dem in eine eigene Tribus gestellten *Dictamnus*. *Dictamnus* steht in diesem Merkmal näher bei den andern Gruppen der Rutoideae, und erscheint auch in andern Merkmalen (z.B. Zygomorphie) stärker abgeleitet als die Rutinae. Auf die nicht sehr nahe Verwandtschaft zwischen *Ruta* und *Dictamnus* haben auch BAERNER (1927), MOORE (1936) und EHRENDORFER (1982) hingewiesen. Nach ihnen steht *Ruta* näher bei *Citrus* als bei *Dictamnus*. Schon DE JUSSIEU (1825) wurde der grossen Distanz zwischen den beiden Gruppen gerecht, indem er *Dictamnus* in die eigene Tribus "Diosmeae europaeae" stellte. Mit diesem Namen wies er auf die relative Nähe der Gattung zu den Boronieae (= Diosmeae australasicae), Diosmeae (= Diosmeae africanae) und Cusparieae (= Diosmeae americanae) hin. Tatsächlich hat *Dictamnus* mit zahlreichen Cusparieae (ENGLER 1931) die zygomorphen Blüten gemeinsam, und mit *Calodendrum* (Diosmeae) die Art und die Verteilung der Drüsenkörperchen.

Die Boronieae, Diosmeae und Cusparieae fallen durch eine bemerkenswerte Einheitlichkeit im Bauplan und in der Ontogenese des Gynoeciums auf. Alle beobachteten Vertreter der 3 Triben stimmen insbesondere im zentralen, einheitlichen TMG vom "geschlossenem" Typ, in der Struktur und Position der je 2 SA pro Karpell sowie in der Bildung der Fruchtknotenkapuzen durch starkes Dickenwachstum der Kapuzenwand (scheinbare Ueberwölbung) überein, dazu auch in der den Karpellwitel erfassenden

Blütenisomerie und im Fruchtyp. Im System von ENGLER (1931) werden die 3 Triben denn auch insbesondere durch ihre geografische Herkunft gegeneinander abgegrenzt, wie dies ja auch schon bei den Tribusnamen von DE JUSSIEU (1825) zum Ausdruck kam. Ausser mit ihrer Herkunft können die 3 Triben noch durch andere Merkmale unterschieden werden. Diese sind allerdings nicht stets bei allen Gattungen der jeweiligen Tribus vorhanden. So sind die Boronieae und Cusparieae nur bis wenig über der Basis der Ovarhöhlen synkarp, die Diosmeae dagegen bis auf das Niveau der Plazenten. Während der Discus der Boronieae meist wulstförmig ist, ist er bei den Cusparieae meist becherförmig und schliesst das Ovar ein, und bei den Diosmeae bildet er zusammen mit der Basis von Androecium und Perianth einen das Ovar umhüllenden Becher. Die grosse Artenvielfalt innerhalb der Boronieae, Diosmeae und Cusparieae ist ein Hinweis dafür, dass die Apokarpie mit postgenitaler Fusion der Griffeläste und der Bildung eines zentralen, einheitlichen TMG in der Evolution erfolgreich ist. Ich betrachte deshalb die Vertreter der 3 Gruppen zusammen mit den Flindersioideae als die höchst evoluierten Rutaceae. Aufgrund karyologischer Merkmale beurteilt auch EHRENDORFER (1982) die Boronieae und Diosmeae als die höchst evoluierten Gruppen der Rutaceae, während er die Flindersieae wie die Zanthoxyleae als ursprünglich ansieht.

Die nur eine Tribus enthaltenden Flindersioideae werden im System von ENGLER (1931) aufgrund der völlig vereinten Karpelle gegen die Rutoideae abgegrenzt. Eine genaue Untersuchung über die Art dieser Verwachsung steht aber noch aus und konnte auch in dieser Arbeit nicht gemacht werden. Die von mir an Handschnitten beobachteten Verwachsungsverhältnisse im Gynoecium von *Flindersia* entsprechen jenen bei den Toddaloideae. An Stelle einer Steinfrucht entwickelt sich jedoch eine 5-fächerige Kapsel Frucht, die in ihrem Aussehen und in ihrer Dehiscenz auffällig jener bei *Calodendrum* (Diosmeae) gleicht. Die Bildung eines becherförmigen, das Ovar einschliessenden Discus dagegen bringt die Flindersieae eher in die Nähe der Cusparieae. Gemeinsam mit den Vertretern dieser beiden Triben sowie mit den Boronieae haben die Flindersieae das zentrale, einheitliche TMG, doch unterscheiden sie sich von ihnen wie auch von allen andern Rutaceae deutlich in der Art der Plazentation und in der horizontalen Lage der SA. Nach WATERMAN (1975) und TILAK & NENE (1978) vermitteln die Flindersieae zwischen den Rutaceae und Meliaceae. Sie werden oft auch als eigene Familie behandelt (z.B. SCHOLZ 1964). Bei BENTHAM & HOOKER (1862) wurde die Tribus noch zu den Meliaceae gestellt. Das Vorhandensein der mehrzelligen Oelbehälter begründete ihren Transfer zu den Rutaceae (ENGLER 1931). Nach DA SILVA & GOTTLIEB (1987) besitzen die Flindersioideae deutlich mehr Limonoide und Coumarine, die in ihrer Struktur solchen bei den Rutaceae gleichen als solchen bei den Meliaceae. Nach HARTLEY (1969) hat *Flindersia* wegen der in Teilfrüchte aufgespaltenen Kapsel Früchten Beziehungen zu den Rutoideae, und HUTCHINSON (1973) stellte die Gattung zu den Cusparieae.

Da die Flindersieae nahe bei den aufgrund ihrer Gynoeciumstruktur als höher evoluiert betrachteten Boronieae, Diosmeae und Cusparieae stehen, sind auch die Meliaceae mit ihrem synkarpen Gynoecium infolge ihrer nahen Stellung zu den Flindersieae gegenüber den Rutaceae als stärker abgeleitet zu betrachten. Nach TILAK & NENE (1978) sind u.a. wegen der Struktur des Leitgewebes im Blütenbereich, wegen der Natur des Discus, sowie wegen der Trends zur Reduktion der Anzahl Karpelle und SA, zur Unisexualität, zu Blüten-Aggregationen und zu gynobasischen Griffeln die Rutaceae und Meliaceae eng verwandt, wobei jene einen geringeren Spezialisierungsgrad aufweisen als diese.

Die Simaroubaceae unterscheiden sich von den Rutaceae im Wesentlichen durch das Fehlen der lysigenen, ätherisches Oel ausscheidenden Drüsen. Die Bitterkeit der Rinde ist das wichtigste, allerdings nicht durchgreifende Merkmal, welches die Familie gegenüber andern Geraniales (cf. ENGLER 1931) charakterisiert. Die Simaroubaceae werden anhand der Gynoeciumformen in 6 Unterfamilien gegliedert. Die Irvingioideae, deren enge Verwandtschaft zu den Simaroubioideae mehrfach in Zweifel gezogen wurde (WEBERLING & LEENHOUTS 1965), und die nach SCHOLZ (1964) Familienrang haben, wurden wie die Picramnioideae in dieser Arbeit nicht untersucht. Die Vertreter der andern 4 Unterfamilien stehen auf unterschiedlichem Niveau in dem aufgrund der Gynoeciumstruktur postulierten gemeinsamen Stammbaum der Rutaceae und Simaroubaceae (Fig. 164). Der Verlust der mehrzelligen Oeldrüsen dürfte sich mehrfach ereignet haben.

Der Trend zur Apokarpie mit postgenitaler Fusion der Griffeläste war bei den Simaroubaceae evolutiv noch erfolgreicher als bei den Rutaceae, denn wir finden das Merkmal bei den meisten Vertretern der

weitaus grössten Unterfamilie, den Simarouboideae, sowie bei der in eine eigene Unterfamilie gestellten *Kirkia*. Nicht zu dieser Gruppe können dagegen die ebenfalls vollständig apokarpen Rigiostachyoideae gezählt werden, denn bei den mehrkarpelligen Vertretern dieser Unterfamilie (*Cadellia*, *Rigiostachys*) erfolgt u.a. keine postgenitale Fusion der Griffeläste und es kann somit auch kein Compitum gebildet werden. Die Apokarpie ist hier vermutlich primär. Auch andere Merkmale grenzen diese Gruppe deutlich von den Simarouboideae ab, so beispielsweise die Vielzahl der SA pro Karpell (2 und mehr) und das Fehlen eines Discus oder Gynophors. Die enge Verwandtschaft der Rigiostachyoideae mit den Simarouboideae wurde auch von andern Autoren bezweifelt (z.B. WEBERLING & LEENHOUTS 1965). Die Unterfamilie umfasst nach der Abtrennung von *Suriana* noch die 3 Gattungen *Rigiostachys*, *Cadellia* und *Guilfoylia*. Die Zugehörigkeit der monotypischen Gattung *Suriana* zu den Simaroubaceae war stets sehr umstritten (z.B. JADIN 1901). GUTZWILLER (1961) untersuchte die Gattung genau und folgte daraus, dass sie eine eigene, in die Nähe der Sapindaceae gestellte Familie bildet. THORNE (1983) stellt die Surianaceae zu den Rutales. CRONQUIST (1983) überführt auch wieder *Guilfoylia* und *Cadellia* (zusammen mit *Stylobasium*) zu den Surianaceae, die er aber wie die Rhabdodendraceae zu den Rosales stellt.

Die Simarouboideae können, wie bereits erwähnt, an die Toddaloideae angeschlossen werden, und zwar am ehesten an die Gruppe der Toddaliinae. WATERMAN (1975) schloss die Simaroubaceae als ganzes an die Toddaloideae an, und zwar an die von ihm als basale Vertreter der Rutaceae angesehene Gruppe mit *Phellodendron* und *Toddalia*. Die Simarouboideae unterscheiden sich von den Toddaloideae durch das vollständig apokarpe Gynoeceum und das Fehlen von Oeldrüsen, stimmen mit ihnen aber in der postgenitalen Fusion der Griffeläste und dem auf den Narbenbereich beschränkten Compitum, in der einzigen SA mit Tendenz zu apikaler Insertion, sowie im sich nicht ablösenden Endokarp und in der starken Tendenz zu eingeschlechtlichen Blüten überein.

Von den andern Unterfamilien der Simaroubaceae dürften einzig die Kirkioideae mit den Simarouboideae enger verwandt sein. *Kirkia* hat mit diesen die meisten der im letzten Abschnitt erwähnten Merkmale gemeinsam. Die wesentlichen Unterschiede sind die Synkarpie im Ovar (Karpophor) und die Art des Zusammenhalts der Teilfrüchte nach dem Abfallen des Griffels. Während diese bei den Simarouboideae an der Basis miteinander verbunden sind, hängen sie bei *Kirkia* an einem gemeinsamen Karpophor. Gerade dieses eine Merkmal wird im System von ENGLER (1931) für die Bildung einer eigenen Unterfamilie verwendet, und diese Unterfamilie erhielt bei manchen andern Autoren (z.B. TAKHTAJAN 1987) sogar Familienrang.

Weniger eng als *Kirkia* dürften die im System von ENGLER (1931) zu den Simarouboideae gestellten Gattungen *Harrisonia* und *Soulamea* mit den übrigen Vertretern der Unterfamilie verwandt sein. Sie unterscheiden sich von ihnen insbesondere durch die einen deutlich grösseren Ovarbereich erfassenden Synkarpie, aber auch durch die verstreuten Oelzellen im Ovarbereich und durch zahlreiche weitere Merkmale. Die eine eigene Subtribus der Simaroubaceae bildende *Harrisonia* besitzt mit ihrem "halbgeschlossenen" TMG ein Merkmal, welches ich sonst nur bei den Auranioideae beobachten konnte. Von diesen unterscheidet sie sich aber durch die Bildung von Steinfrüchten, durch die postgenitale Fusion der Karpelle auf der ganzen Länge des Griffels und durch die einzeln im Fruchtfach vorkommenden und apikal inserierten SA. Ich sehe die Gattung darum am ehesten in der Nähe der Toddaloideae, oder gar als Übergangsform zwischen diesen und den apokarpen Vertretern der Simarouboideae. Nach DA SILVA & GOTTLIEB (1987) bildet *Harrisonia* im Unterschied zu den übrigen Gattungen der Simaroubaceae, aber in Übereinstimmung mit den Rutaceae, Limonoide statt Quassinoide. Nach ihrer Ansicht ist die Gattung entweder aus denselben Simaroubaceae - Vorfahren hervorgegangen wie die andern Vertreter der Familie, aber ohne den Chemismuswechsel von den Limonoiden zu den Quassinoiden zu vollziehen, oder dann aus primitiven Simaroubaceae - Vorfahren, oder sie sind eher zu den Rutaceae zu stellen.

Weit stärker als *Harrisonia* unterscheidet sich dagegen die zusammen mit den in dieser Arbeit nicht untersuchten Gattungen *Hebonga* und *Amaroria* eine eigene Tribus bildende *Soulamea* von den apokarpen Vertretern der Simarouboideae. Ihr ganzes Ovar ist synkarp und es erfolgt keine postgenitale Fusion der freien Griffeläste und damit auch keine Verlagerung des Compitums zur Spitze des Gynoeceums hin. Die Gattung dürfte darum, ähnlich wie die Rigiostachyoideae, auf einem relativ tiefen Niveau aus dem Stamm der Rutaceae hervorgegangen sein. Ein vollständig synkarpes Ovar und freie

Griffeläste besitzt auch die eine eigene Unterfamilie bildende *Alvaradoa*. Sowohl *Soulamea* als auch *Alvaradoa* sind durch geflügelte Schliessfrüchte und durch zahlreiche, bei *Alvaradoa* allerdings weitergehende Reduktionen im Blütenbereich gekennzeichnet. Vermutlich liegen beide Gattungen auf derselben phylogenetischen Linie. Für eine abschliessende Würdigung dieses Sachverhalts sind aber noch weitere Abklärungen nötig.

4.4. SCHLUSSBETRACHTUNG

Aufgrund unserer Untersuchungen haben die folgenden Merkmale und Entwicklungstendenzen im Gynoecium einen Einfluss auf die Systematik der Rutaceae und Simaroubaceae :

- Es besteht eine starke Tendenz zur Apokarpie und zur Verlagerung des Comptiums an die Griffelspitze. Das Ueberwechseln von Pollenschläuchen von einem Karpell zum andern, d.h. das Vorkommen eines Comptiums, wurde am Beispiel von *Skimmia japonica* und von *Poncirus trifoliata* im Bereich der Griffelspitze direkt nachgewiesen.
- Die Synkarpie entsteht bei allen untersuchten Arten durch kongenitale Verwachsung der Karpellseitenwände. Adaxial können die Karpelle zudem durch ein Gewebe verbunden sein, welches oft auch vom übrigen Karpellgewebe abgesetzt ist, oder in seltenen Fällen an einen zentralen Hohlraum grenzen.
- Innerhalb der Rutaceae/Simaroubaceae zeigt die kongenitale Verwachsung der Karpelle in ihrer Vertikalerstreckung ein Kontinuum von nur basalem Vorkommen zu einer Ausdehnung bis zur Narbenbasis.
- Die postgenitale Verwachsung erfasst in beiden Familie einen unterschiedlich langen Bereich des Griffels. Grenzfälle sind die Vereinigung im ganzen Griffel sowie jene nur im Narbenbereich. In seltenen Fällen (einige *Zanthoxylum*-Arten, Rigiostachyoideae, *Soulamea*, *Alvaradoa*) fehlt sie ganz.
- Ein Comptium wird bei den meisten untersuchten Gattungen (Ausnahme: *Soulamea*) im Bereich von postgenitaler Verwachsung gebildet. Die Möglichkeit zu seiner Bildung kann auf die Griffelspitze beschränkt sein oder sich über den ganzen Griffel erstrecken. Es gibt auch Uebergangsformen.
- Das TMG ist keine spezialisierte Struktur. Wachsende Pollenschläuche wurden bei *Poncirus* überall im Gewebe nachgewiesen. Sie wachsen aber bevorzugt im zum Zeitpunkt der Anthese noch meristematischen Gewebe der inneren Karpelloberflächen.
- In der Ontogenese werden bei den meisten untersuchten Arten der Rutaceae die Griffeläste relativ spät gebildet. Damit in direktem Zusammenhang stehen die postgenitale Fusion der Griffeläste, die ausgeprägte Anakrostylie und der reduzierte Dorsalmedianus. Relativ früh werden dagegen die Griffeläste bei den Citroideae und bei *Phellodendron* gebildet. *Skimmia*, die Simaroubaceae und die Kirkioideae bilden demgegenüber intermediäre Formen.

Aufgrund dieser Befunde können folgende Aussagen über die Systematik der Rutaceae und Simaroubaceae gemacht werden:

- Bei den Boronieae, Diosmeae und Cusparieae zeigt das Gynoecium zahlreiche durchgehend anzutreffende, als abgeleitet interpretierte Merkmale und Entwicklungstendenzen. Die 3 Triben werden darum, in Uebereinstimmung mit phytochemischen und karyologischen Befunden, als die höchstevolierten Gruppen der Rutaceae betrachtet.
- Aufgrund zahlreicher gemeinsamer Merkmale im Gynoecium, aber im Gegensatz zu karyologischen Befunden (EHRENDORFER 1982), stehen die Flindersieae nahe bei den Cusparieae und Diosmeae. Sie bilden eine Uebergangsgruppe zu den synkarpen Meliaceae.
- Die Befunde von WATERMAN (1975) und von EHRENDORFER (1982), wonach die Toddalloideae keine natürliche Unterfamilie bilden, werden aufgrund der beobachteten Gynoeciumstruktur bestätigt. Es wird vorgeschlagen, die Rutoideae und Toddalloideae zu einer einzigen Unterfamilie zu vereinen.

- Die Citroideae sind aufgrund der Gynoeciumstruktur innerhalb der Rutaceae/Simaroubaceae als relativ ursprünglich einzustufen, während karyologische Befunde sie auf ein mittleres Evolutionsniveau stellen.
- Innerhalb der untersuchten Rutoideae/Toddalioidae sind *Phellodendron*, *Euodia* und *Melicope* ursprüngliche Gattungen. Auf einem ähnlich niederen Evolutionsniveau dürfte trotz zahlreicher abgeleiteter Merkmale auch *Zanthoxylum* stehen.
- Die in die gleiche Tribus gestellten *Ruta* und *Dictamnus* (cf. ENGLER 1931) sind nicht nahe verwandt. *Dictamnus* steht eher in der Nähe der Boronieae, Diosmeae und Cusparieae.
- Die Trennung der Rutaceae und Simaroubaceae als eigene Familien aufgrund des Vorhandenseins oder Fehlens von Oeldrüsen wird in Frage gestellt. Die Simarouboideae und Kirkieideae sind aufgrund der Gynoeciumstruktur an die Toddalliinae anzuschliessen, während die Rigiostachyoideae eine ursprüngliche Gruppe darstellen und möglicherweise wie *Suriana* nicht in die Simaroubaceae gestellt werden dürfen.
- *Harrisonia* unterscheidet sich im Gynoecium deutlich von den andern Simarouboideae und bildet vermutlich eine Uebergangsform zwischen den Toddalliinae und den Simarouboideae.
- Auch die synkarpe *Soulamea* weicht derart stark von den andern untersuchten Gattungen der Simarouboideae ab, dass sie von diesen getrennt werden muss, wobei sie innerhalb der Rutaceae/Simaroubaceae als ursprünglich angesehen wird.

Die Apokarpie kann bei den Rutaceae und Simaroubaceae aufgrund verschiedener Argumente als evolutiv sekundär, aufgrund anderer Argumente aber als evolutiv primär eingeschätzt werden. Unter den apokarpen Gruppen zählen die Boronieae zu den höchst evoluierten, die Zanthoxyleae zu den primitivsten Gruppen. Es ist darum auch denkbar, dass bei den Rutaceae/Simaroubaceae sowohl eine primäre als auch eine sekundäre Apokarpie vorkommt, wobei die sekundäre Apokarpie auch mehrfach entstanden sein kann.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei 57 Arten aus 30 Gattungen der Rutaceae und bei 11 Arten aus 10 Gattungen der Simaroubaceae wurde die Morphologie und die Anatomie des Gynoeceums untersucht und beschrieben. Bei einigen ausgewählten Arten wurde auch die Ontogenese bis zur Anthese verfolgt. Innerhalb der beiden Familien zeigt das Gynoeceum eine grosse Variabilität in der Zahl der Karpelle, in den Anteilen der kongenitalen und postgenitalen Verwachsung der Karpelle, im Typ des Pollenschlauch - Transmissionsgewebes und im Zeitpunkt der Bildung der Griffeläste. Systematisch von Bedeutung ist die postgenitale Fusion der Griffeläste, die sowohl bei den apokarpen als auch bei den synkarpen Arten einen verschiedenen langen Bereich des Griffels erfasst. Das Comptum wird meist im Bereich der postgenitalen Verwachsung der Karpelle gebildet, und es besteht ein starker Trend zu seiner Verlagerung an die Griffelspitze. Bei *Skimmia* konnte ein Uebertritt von Pollenschläuchen von einem Karpell zum andern nur im apikalen Bereich des Griffels nachgewiesen werden. Ausserdem erfolgt an der Griffelspitze eine starke Reduktion der Anzahl Pollenschläuche. Das Vorkommen eines Comptums ist ein wichtiges Argument dafür, dass die Apokarpie bei den Rutaceae und Simaroubaceae evolutiv sekundär ist. Andere Argumente wie etwa die nahe Verwandtschaft der beiden Familien zu den Magnoliidae einerseits und zu den Leguminosae andererseits weisen dagegen eher auf eine primäre Apokarpie hin. Es wird erwogen, dass in den beiden Familien sowohl eine primäre als auch eine sekundäre Apokarpie vorkommt. Anhand der Morphologie und Anatomie des Gynoeceums werden die Boronieae, Diosmeae und Cusparieae als die höchstevolierten, die Citreae und die Gruppe mit *Phellodendron*, *Euodia* und *Zanthoxylum* als die ursprünglichsten Rutaceae angesehen. Die schon oft geäusserte Ansicht, dass die Toddalioidae eine unnatürliche Unterfamilie darstellen, wird bestätigt. Ausserdem wird die Trennung der Simaroubaceae von den Rutaceae als eigene Familie in Frage gestellt. Es scheint sich bei den Simaroubaceae um eine künstliche Gruppe zu handeln, deren Teile bei verschiedenen Untergruppen der Rutaceae Anschluss finden.

SUMMARY

The morphology and the anatomy of the gynoecium in 57 species of 30 genera of the Rutaceae and in 11 species of 10 genera of the Simaroubaceae were examined and described, in some selected species also the ontogeny upto anthesis. In both families, the gynoecium shows a great variability in the number of carpels, in the amount of congenital and postgenital fusion, in the type of pollen tube transmitting tissue, and in the time of formation of the stylodia. The postgenital fusion of the stylodia has an important systematic significance; it occurs in apocarpous species as well as in syncarpous species, and it is realised at different parts of the style. In most of the genera, the comptum is formed in the region of the postgenital fusion of the carpels, and there is a strong tendency to displace it to the apical part of the style. In *Skimmia*, the crossing of pollen tubes between carpels was observed only in the apical part. Furthermore, at the top of the style a strong reduction in the number of pollen tubes occurs. The occurrence of a comptum is an important argument indicating that the apocarpy in Rutaceae and Simaroubaceae is evolutionarily a secondary trait. Other arguments such as the near relationship of the Rutaceae and Simaroubaceae with the Magnoliidae on the one hand and with the Leguminosae on the other show that apocarpy as a primary trait is also possible. Perhaps in both families primary and secondary apocarpy occur side by side. On the basis of gynoecium morphology and anatomy, the Boronieae, Diosmeae and Cusparieae are considered as the most derived groups of the Rutaceae, while the Citreae and the group with *Phellodendron*, *Euodia* and *Zanthoxylum* are considered as more basal groups. The often expressed opinion that the Toddalioidae represent an unnatural subfamily is confirmed. Furthermore, the separation of the Simaroubaceae from the Rutaceae as a distinct family is questioned. The Simaroubaceae seem to represent an unnatural group whose parts are derived from different subgroups of the Rutaceae.

LITERATUR

- Armstrong J.A., 1979: Biotic pollination mechanisms in the Australian flora - a review. - New Zealand J. Bot. 17: 467-508.
- Bailey V.L., 1962: Revision of the genus *Ptelea* (Rutaceae). - Brittonia 14: 1-45.
- Baillon H., 1873: Rutacées. In: Histoire des Plantes IV: 373-511. - Hachette, Paris.
- Banerji I., 1954: Morphological and cytological studies on *Citrus grandis* Osbeck. - Phytomorphol. 4: 390-396.
- Bärner J., 1927: Serodiagnostische Verwandtschaftsforschungen innerhalb der Geraniales, Sapindales, Rhamnales und Malvales. - Bibl. Bot. 94: 1-39.
- Baum H., 1949: Die Verbreitung der postgenitalen Verwachsung im Gynoeceum und ihre Bedeutung für die typologische Betrachtung des coenokarpen Gynoeceums. - Oesterr. Bot. Z. 95: 124-128.
- Beille L., 1901: Recherches sur le développement floral des Disciflores. - Actes Soc. Linn. Bordeaux 61: 244-407.
- Bentham G. & Hooker J.D., 1862: Rutaceae, Simarubaceae. In: Genera plantarum, Vol. I, Pars I: 278-316.
- Berg R.Y., 1975: Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. - Austral. J. Bot. 23: 475-508.
- Beurton C., 1986: Phylloidenbildende *Zanthoxylum*-Sippen in Cuba. I. *Zanthoxylum phyllopterum* und *Z. rolandii* (Fam. Rutaceae). - Feddes Repert. 97: 29-41.
- Biermann M., 1896: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Früchte von *Citrus vulgaris* Risso und anderer Citrusarten. - Diss., Bern.
- Boesewinkel F.D., 1977: Development of ovule and testa in Rutaceae. I. *Ruta*, *Zanthoxylum*, and *Skimmia*. - Acta Bot. Neerl. 26: 193-211.
- , 1978: Development of ovule and testa in Rutaceae. III. Some representatives of the Aurantioidae. - Acta Bot. Neerl. 27: 341-354.
- Boesewinkel F.D. & Bouman F., 1978: Development of ovule and testa in Rutaceae. II. The unitegmie and pachychalazal Seed of *Glycosmis cf. arborea* (Roxb.) D.C. - Acta Bot. Neerl. 27: 69-78.
- Candolle A.P. de, 1822: Mémoire sur la tribu des Cuspariées. - Mém. Mus. hist. nat. Paris 9: 139-154.
- Carr S.G.M. & Carr D.J., 1961: The functional significance of syncarpy. - Phytomorphol. 11: 249-256.
- Cronquist A., 1944: Studies in the Simaroubaceae - IV. Resume of the american genera. - Brittonia 5: 128-147.
- , 1981: An integrated system of classification of flowering plants. - Columbia University Press, New York.
- , 1983: Some realignements in the dicotyledons. - Nord. J. Bot. 3: 75-83.
- Desai S., 1962: Cytology and embryology of the Rutaceae. - Phytomorphol. 12: 178-183.
- Dickson W.C., 1981: The evolutionary relationships of the Leguminosae. In: Polhill R.M. & Raven P.H. (eds.): Advances in legume systematics, part 1: 35-55. - Royal Botanic Gardens, Kew.
- Eckert G., 1966: Entwicklungsgeschichte und blütenanatomische Untersuchungen zum Problem der Obdiplostemonie. - Bot. Jahrb. Syst. 85: 523-604.
- Ehrendorfer F., 1976: Evolutionary significance of chromosomal differentiation patterns in gymnosperms and primitive angiosperms. In: Beck C.B. (ed.): Origin and early evolution of angiosperms: 220-240. - Columbia University Press, New York.

- , 1982: Speciation patterns in woody angiosperms of tropical origin. In: Barigozzi C. (ed.): Mechanisms of speciation: 479-509. - A.R. Liss, New York.
- Endress P.K., 1982: Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms. - Taxon 31: 48-52.
- Endress P.K., Jenny M. & Fallen M.E., 1983: Convergent elaboration of apocarpous gynoecia in higher advanced dicotyledons (Sapindales, Malvales, Gentianales). - Nord. J. Bot. 3: 293-300.
- Engler A., 1874: Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der Rutaceae, Simarubaceae und Burseraceae, nebst Beiträgen zur Anatomie und Systematik dieser Familien. - Abh. Naturf. Ges. Halle 13: 109-158.
- Engler A., 1931: Rutaceae, Simarubaceae. In: Engler A. & Prantl K. (eds.): Die natürlichen Pflanzenfamilien; Band 19a: 187-405. - Engelmann, Leipzig.
- Fallen M., 1983: Morphological, functional, and evolutionary aspects of the flower in the Apocynaceae. - Diss. Univ. Zürich.
- Fosberg F.R., 1959: Typification of *Zanthoxylum* L. - Taxon 8: 103-105.
- Frost H.B. & Soost R.K., 1968: Seed Reproduction: Development of Gametes and Embryos. In: Reuther W., Batchelor L.D. & Webber H.J.: The citrus industry; Vol. II, 2nd Ed.: 290-324. - University of California Press, Riverside.
- Gallet F., 1913: Développement et structure anatomique du tégument séminal des Rutacées. - Thèse, Paris.
- Geisenheyner L., 1915: Der Schleuderapparat von *Dictamnus fraxinella* Pers. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 33: 442-446.
- Goldberg A., 1986: Classification, evolution, and phylogeny of the families of dicotyledons. - Smithsonian Contr. Bot. 58: 1-314.
- Goldblatt P., Tobe H., Carlquist S. & Varsha C.P., 1985: Familial Position of the Genus *Empleuridium*. - Ann. Missouri Bot. Gard. 72: 167-183.
- Gut B.J., 1966: Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums und der Blütenachse einiger Rutaceen. - Bot. Jahrb. Syst. 85: 151-247.
- Gutzwiller M.A., 1961: Die phylogenetische Stellung von *Suriana maritima* L. - Bot. Jahrb. Syst. 81: 1-49.
- Hallier H., 1908: Ueber *Juliania*, eine Terebinthaceen-Gattung mit Cupula, und die wahren Stammeitern der Kätzchenblütler. Neue Beiträge zur Stammesgeschichte, nebst einer Uebersicht über das natürliche System der Dicotyledonen. - Beih. Bot. Centralbl. 23: 81-272.
- Hanf M., 1936: Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Morphologie und Anatomie der Griffel und Griffeläste. - Beih. Bot. Centralbl. A 54: 99-141.
- Hartl D., 1957: Struktur und Herkunft des Endokarps der Rutaceen. - Beitr. Biol. Pfl. 34: 35-49.
- , 1958: Die Uebereinstimmung des Endokarps der Simaroubaceen, Rutaceen und Leguminosen. - Beitr. Biol. Pfl. 34: 452-455.
- , 1962: Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apikalseptums. - Beitr. Biol. Pfl. 37: 241-330.
- Hartl D. & Severin I., 1980: Verwachsungen im Umfeld des Griffels bei *Allium*, *Cyanastrum* und *Heliconia* und den Monokotylen allgemein. - Beitr. Biol. Pfl. 55: 235-260.
- Hartley T.G., 1966: A revision of the Malesian species of *Zanthoxylum* (Rutaceae). - J. Arn. Arb. 47: 171-221.
- , 1969: A revision of the genus *Flindersia* (Rutaceae). - J. Arn. Arb. 50: 481-526.

- , 1981: A revision of the genus *Tetradium* (Rutaceae). - Gardens' Bull. Singapore 34: 91-131.
- Heel W.A. van, 1983: The ascidiform early development of free carpels, a S.E.M.-Investigation. - Blumea 28: 231-270.
- Heinrich G., 1969: Elektronenmikroskopische Beobachtungen zur Entstehungsweise der Exkretbehälter von *Ruta graveolens*, *Citrus limon* und *Poncirus trifoliata*. - Oesterr. Bot. Z. 117: 397-403.
- Heslop-Harrison Y., 1981: Stigma characteristic and angiosperm taxonomy. - Nord. J. Bot. 1: 401-420.
- Heslop-Harrison Y. & Shivanna K.R., 1977: The receptive surface of the angiosperm stigma. - Ann. Bot. 41: 1233-1258.
- Hutchinson J., 1973: The families of flowering plants. - Oxford University Press.
- Immelman K.L., 1984: Notes on African plants - Simaroubaceae. Flowering in *Kirkia wilmsii* Engl. - Bothalia 15: 151-152.
- Jadin F., 1901: Contribution à l'étude des Simaroubacées. - Thèse, Univ. Paris: 201-302.
- Jenny M., 1985: Struktur, Funktion und systematische Bedeutung des Gynoeciums bei Sterculiaceen. - Diss. Univ. Zürich.
- Jussieu A. de, 1825: Mémoire sur le groupe des Rutacées. - Mém. Mus. hist. nat. Paris 12: 384-542.
- Kaastra R.C., 1982: A monograph of the Pilocarpinae (Rutaceae). - Flora Neotropica 33.
- Leinfellner W., 1950: Der Bauplan des synkarpen Gynoeciums. - Oesterr. Bot. Z. 97: 403-436.
- , 1951: Die U-förmige Plazenta als Plazentationstypus der Angiospermen. - Oesterr. Bot. Z. 98: 338-358.
- Mabberley D.J., 1987: The plant-book. A portable dictionary of the higher plants. - Cambridge University Press.
- Mauritzon J., 1935: Ueber die Embryologie der Familie der Rutaceae. - Svensk Bot. T. 29: 319-349.
- McLeod K.M. & Murphy P.G., 1977: Establishment of *Ptelea trifoliata* on Lake Michigan Sand dunes. - Amer. Midl. Naturalist 97: 350-362.
- Moore J.A., 1936: Floral anatomy and phylogeny in the Rutaceae. - New Phytol. 35: 318-322.
- Müller C.H., 1940: A revision of *Choisya*. - Amer. Midl. Nat. 24: 729-742.
- Müller P., 1955: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. - Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich, 30.
- Nair N.C. & Joshi R.K., 1958: Floral morphology of some members of the Simaroubaceae. - Bot. Gaz. 120: 88-99.
- Narayana L.L. & Sayeeduddin M., 1958: Floral anatomy of Simaroubaceae. - J. Indian Bot. Soc. 37: 517-522.
- Ng K.M., But P.P.-H., Gray A.I., Hartley T.G., Kong Y.-C. & Waterman P.G., 1987: The biochemical systematics of *Tetradium*, *Euodia* and *Melicope* and their significance in the Rutaceae. - Biochem. Syst. Ecol. 15: 587-593.
- Nooteboom H.P., 1962: Simaroubaceae. - Flora Malesiana, ser. I, 6: 193-226.
- Peterson R.L., Scott M.G. & Ellis B.E., 1978: Structure of a stem derived callus of *Ruta graveolens*: meristems, leaves, and secretory structures. - Canad. J. Bot. 56: 2717-2729.
- Planchon J.E., 1846: Revue de la famille des Simarubées. - J. Bot. (London) 5.: 560-584.
- Prance G.T., 1972: Rhabdodendraceae. - Flora Neotropica 11: 1-22.
- Puff Ch. & Weber A., 1976: Contribution to the morphology, anatomy, and karyology of *Rhabdodendron*, and a reconsideration of the systematic position of the Rhabdodendronaceae. - Plant Syst. Ecol. 125: 195-222.

- Ramp E., 1987: Funktionelle Anatomie des Gynoeclums bei *Staphylea*. - Bot. Helv. 97: 89-98.
- Saunders E.R., 1937: Rutaceae. In: *Floral Morphology: A New Outlook with Special Reference to the Interpretation of the Gynoecium*. Vol. 1: 83-85. - Heffer & Sons, Cambridge.
- , 1939: Simarubaceae. In: *Floral Morphology: A New Outlook with Special Reference to the Interpretation of the Gynoecium*. Vol. 2: 195-197. - Heffer & Sons, Cambridge.
- Schill R., Baumm A. & Wolter M., 1985: Vergleichende Mikromorphologie der Narbenoberflächen bei den Angiospermen; Zusammenhänge mit Pollenoberflächen bei heterostylen Sippen. - Plant Syst. Evol. 148: 185-214.
- Scholz H., 1964: Rutales. In: Melchior H. (eds.): *Englers Syllabus der Pflanzenfamilien*, II. Band, 12. Auflage: 262-277. - Bornträger, Berlin.
- Silva da M.F.D.G.F. & Gottlieb O.R., 1987: Evolution of quassinoids and limonoids in the Rutales. - Biochem. Syst. Ecol. 15: 85-103.
- Swingle W.T., 1938: A new taxonomic arrangement of the orange subfamily, Aurantioideae. - J. Washington Acad. Sci. 28: 530-533.
- Takhtajan A., 1987: *Systema Magnoliophytorum*. - Nauka, Leningrad.
- Thorne R.F., 1983: Proposed new realignments in the angiosperms. - Nord. J. Bot. 3: 85-117.
- Tilak V.D. & Nene P.M., 1978: Floral anatomy of the Rutaceae. - Indian J. Bot. 1: 83-90.
- Tillson A. & Bamford R., 1938: The floral anatomy of the Aurantioideae. - Amer. J. Bot. 25: 780-793.
- Ulbrich E., 1928: *Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie)*. - Springer, Berlin.
- Van der Pijl L., 1982: *Principles of dispersal in higher plants*. - Springer, Berlin.
- Waterman P.G., 1975: Alkaloids of the Rutaceae: their distribution and systematic significance. - Biochem. Syst. Ecol. 3: 149-180.
- , 1983: Phylogenetic implications of the distribution of secondary metabolites within the Rutales. In: Waterman P.G. & Grundon M.F. (eds.): *Chemistry and chemical taxonomy of the Rutales*: 377-400. - Academic Press, London.
- Weberling F. & Leenhouts P., 1965: Systematisch - morphologische Studien an Terebinthales - Familien (Burseraceae, Simaroubaceae, Meliaceae, Anacardiaceae, Sapindaceae). - Akad. Wiss. Lit., Mainz, Abh. m.-n. Kl. 10: 495-584.
- Weston P.H., Carolin R.C. & Armstrong J.A., 1984: A cladistic analysis of *Boronia* Sm. and *Boronella* Baill. (Rutaceae). - Austr. J. Bot. 32: 187-203.
- Williams I., 1981: Studies in the genera of the Diosmeae (Rutaceae). 9. A revision of the genus *Coleonema*. - J. South Afr. Bot. 47: 63-102.
- Wilms H.J., Went J.L. van, Cresti M. & Ciampolini F., 1983: Structural aspects of female sterility in *Citrus limon*. - Acta Bot. Neerl. 32:87-96.

LEGENDE ZU DEN FIGUREN

Die Beschreibungen zu den Figuren finden sich in den Kapiteln 3 und 4.

a) Zeichnungen

Die Querschnittserien durch die Gynoeceen beginnen in der Narbenzone mit a und enden in der Karpellstielzone mit Discus oder Gynophor. In den schematischen Längsschnitten sind keine Leitbündel eingezeichnet, in den Querschnittserien nur die wichtigsten.

Figuren 1-24: Gynoeceen zum Zeitpunkt der Anthese.

Verwendete Signaturen:

- punktiert: Narben- bzw. Transmissionsgewebe; nektarsezernierendes Gewebe (Discus oder Gynophor); kleinzellige Auskleidung der Ovarhöhle (späteres Endokarp)
- fein ausgezogen: innere Oberfläche
- gestrichelt: postgenitale Verwachsung
- strich-punktiert: Abgrenzung der Karpelle gegen zentrales Gewebe
- schraffiert: Oeldrüsen
- Kreuze: gerbstoffreiche Gewebebezonen
- Wellenlinien: mit Schleim gefüllte Hohlräume

1. *Zanthoxylum simulans*
2. *Euodia daniellii*: a-g) Querschnittserie durch das Gynoeceum bei weiblicher Blüte, h) Längsschnitt dazu, i) Längsschnitt durch das Gynoeceum bei männlicher Blüte; Haare am Ovar sind weggelassen.
3. *Choisya ternata*: Haare an Griffel und Ovar sind weggelassen.
4. *Ruta graveolens*: Gynoeceum aus 4 Karpellen.
5. *Boenninghausenia albiflora*
6. *Dictamnus albus*: Gynoeceum aus 6 Karpellen; Haare am Ovar sind weggelassen.
7. *Boronia megastigma*
8. *Boronia caerulescens*: Haarkranz an der Griffelbasis ist weggelassen.
9. *Eriostemon myoporoides*
10. *Calodendrum capense*
11. *Coleonema album*: nur schematischer Längsschnitt.
12. *Pilocarpus pennatifolius*
13. *Erythrochiton brasiliense*
14. *Flindersia schottiana*: Haare am Ovar und Leitbündel sind weggelassen.
15. *Phellodendron amurense*: a-f) Querschnittserie durch das Gynoeceum bei weiblicher Blüte, g) Längsschnitt dazu, h) Längsschnitt durch das Gynoeceum bei männlicher Blüte.
16. *Ptelea trifoliata*
17. *Skimmia japonica*
18. *Murraya paniculata*

19. *Poncirus trifoliata*: Haare an Ovar und Griffel sind weggelassen.
20. *Suriana maritima*: Haare am Ovar sind weggelassen.
21. *Gulfoylia monostyllis*: nur Querschnittserie.
22. *Harrisonia brownii*: Ovar und Discus enthalten Oelzellen.
23. *Ailanthus altissima*
24. *Kirkia wilmsii*

Figuren 25-32: Stadien vor der Anthese.

Meristematische Zonen mit kleinen, plasmareichen Zellen sind punktiert gezeichnet, Zonen mit grossen, vakuolisierten Zellen weiss. Zonen mit intermediären Zelltypen sind lockerer punktiert gezeichnet.

25. *Choisya ternata*: Querschnittserie durch das in Fig. 47 abgebildete Gynoecium, L = ca. 0,1 mm. a) Griffelspitze, b) Griffelbasis, c) plikater Ovarbereich, d) synascidiater Ovarbereich, e) Gynoeciumbasis.
26. *Choisya ternata*: Querschnittserie durch das in Fig. 48 abgebildete Gynoecium, L = ca. 0,2 mm. a) Griffel, b) plikater Ovarbereich, c) synascidiater Ovarbereich, d) Gynoeciumbasis, e) Gynophor.
27. *Choisya ternata*: Querschnittserie durch das in Fig. 49 abgebildete Gynoecium, L = ca. 0,5 mm. a) Griffelspitze, b) plikater Ovarbereich, c) synascidiater Ovarbereich.
28. *Ruta graveolens*: Querschnittserie durch das in Fig. 56 abgebildete Gynoecium.
29. *Skimmia japonica*: Querschnittserie durch das in Fig. 115 abgebildete Gynoecium.
30. *Poncirus trifoliata*: Querschnittserie durch das in Fig. 132 abgebildete Gynoecium. Ausser an der Griffelspitze sind die Karpelle auf der ganzen Länge kongenital miteinander verwachsen.
31. *Quassia amara*: Querschnittserie durch das in Fig. 147 abgebildete Gynoecium, L = ca. 0,6 mm. a) Griffelspitze, b) Griffelbasis, c) plikater Ovarbereich, d) ascidiater Ovarbereich, e) synascidiater Gynoeciumbasis.
32. *Kirkia wilmsii*: Querschnittserie durch das in Fig. 155 abgebildete Gynoecium. a) Griffelspitze, b) Griffelbasis, c) symplikativer Ovarbereich, d) synascidiater Gynoeciumbasis.

b) Aufnahmen von Mikrotom - Querschnitten

33. Halbgeschlossenes TMG im Griffel von *Poncirus trifoliata*: einschichtig, epidermal entlang den Ventralspalten.
34. Geschlossenes TMG im Griffel von *Ruta graveolens*: kleinzellig, vielschichtig entlang den Ventralnähten.
35. Zentrales, einheitliches TMG im Griffel von *Agathosma ovata*.
36. Lysogene Oeldrüse in einem Narbenlappen von *Choisya ternata* ("innere" Oeldrüse).
37. Drüsenkörperchen an der Ovaroberfläche von *Dictamnus albus* ("äussere" Oeldrüse).
38. Drüsenzellen im Ovar von *Harrisonia brownii*.

c) REM-Aufnahmen

- 39.-41. *Zanthoxylum simulans*: Ontogenese bis zur zur Anthese (120x/120x/45x/15x).
42. *Euodia daniellii*: Gynoecium bei weiblicher Blüte (19x).
43. *Euodia daniellii*: Gynoecium bei männlicher Blüte (20x).
44. *Euodia hupehensis*: Gynoecium bei männlicher Blüte (17x).

45. *Melicope balansae* (15x).
- 46.-52. *Choisya ternata*: Ontogenese bis zur Anthese (190x/110x/120x/65x/45x/30x/35x).
- 53.-58. *Ruta graveolens*: Ontogenese bis zur Anthese (215x/180x/110x/65x/40x/15x).
59. *Ruta chalepensis* (15x).
60. *Ruta montana*: a) Gynoecium (25x), b) Griffel (80x).
- 61.-63. *Boenninghausenia albiflora*: Stadien vor der Anthese (215x/90x/25x).
64. *Boenninghausenia albiflora*: a) Gynoecium (11x), b) Discus und Gynophor (13x).
- 65.-68. *Dictamnus albus*: Ontogenese bis zur Anthese (180x/85x/60x/30x).
69. *Boronia megastigma* (17x/15x).
- 70.-73. *Boronia spathulata*: Ontogenese bis zur Anthese (120x/100x/45x/40x).
74. *Boronia caerulea* (25x).
75. *Boronella verticillata* (25x).
76. *Zieria smithii* (16x).
- 77.-82. *Eriostemon scaber*: Ontogenese bis zur Anthese (125x/105x/130x/65x/25x/19x).
83. *Eriostemon spicatus* (100x).
84. *Eriostemon nodiflorus* (40x).
85. *Crowea saligna* (45x).
86. *Phebalium filifolium* (35x).
- 87.-91. *Calodendrum capense*: Stadien vor der Anthese (235x/185x/110x/95x/70x)
92. *Calodendrum capense*: a) Griffel und Narbe (40x), b) Ovar (14x), c) Discus und Gynophor (19x).
93. *Coleonema album*: Narbe (60x).
94. *Agathosma ovata*: Narbe (230x).
95. *Pilocarpus pennatifolius*: Narbe (35x).
96. *Erythrochiton brasiliense*: Narbe (35x).
97. *Flindersia pubescens*: Discus und Gynoecium (35x).
98. *Flindersia pubescens*: Gynoecium (70x).
99. *Flindersia bourjoliana*: Discus und Gynoecium bei männlicher Blüte (35x).
100. *Phellodendron amurense*: Gynoecium bei männlicher Blüte (21x).
101. *Phellodendron amurense*: Gynoecium bei weiblicher Blüte (35x/13x).
- 102.-105. *Phellodendron amurense*: Stadien vor der Anthese (220x/145x/270x/70x).
106. *Ptelea trifoliata* (45x/20x).
- 107.-111. *Ptelea trifoliata*: Stadien vor der Anthese (370x/205x/205x/120x/60x).
112. *Acronychia laevis*: a) Gynoecium (25x), b) Griffel (130x).
- 113.-118. *Skimmia japonica*: Ontogenese bis zur Anthese (215x/170x/145x/95x/65x/16x).
119. *Skimmia japonica*: Discus und Gynoecium bei männlicher Blüte (25x).

- 120.-122. *Murraya paniculata*: Ontogenese bis zur Anthese (170x/70x/15x).
123. *Murraya paniculata*: Narbe (23x).
- 124.-126. *Clausena lansium*: Stadien vor der Anthese (195x/165x/160x).
127. *Clausena lansium*: a) Gynoecium (25), b) Narbe (70x), c) Haarbüschel an der Ovaroberfläche (115x).
- 128.-134. *Poncirus trifoliata*: Stadien vor der Anthese (125x/145x/140x/140x/140x/145x/70x).
135. *Poncirus trifoliata*: a) Gynoecium (14x), b) Narbe (70x).
- 136.-138. *Citrus medica*: Stadien bis zur Anthese (115x/105x/15x).
139. *Citrus medica*: a) Discus und Ovar (12x), b) Griffel (16x), c) Narbe (17x).
140. *Citrus medica*: Discus und Gynophor bei männlicher Blüte (11x).
141. *Fortunella japonica*: a) Gynoecium (15x), b) Narbe (40x).
142. *Suriana maritima* (20x).
143. *Guilfoylia monostylis* (25x).
- 144.-147. *Quassia amara*: Stadien vor der Anthese (145x/145x/60x/25x/85x).
148. *Quassia simarouba*: Gynoecium bei männlicher Blüte (145x).
149. *Harrisonia brownii*: Ovar nach der Anthese (30x).
150. *Picrasma quassioides*: Discus und Gynoecium bei männlicher Blüte (25x).
- 151.-153. *Ailanthus altissima*: Stadien vor der Anthese (190x/95x/70x).
154. *Ailanthus altissima*: a) Gynoecium (16x), b) Narbe (35x), c) Discus (30x).
- 155.-160. *Kirkia wilmsii*: Ontogenese bis zur Anthese (265x/130x/130x/105/50x/20x).

d) Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen

161. *Skimmia japonica* (100x): a) Pollenschläuche nur in einem Narbenlappen. Sie erscheinen als hell leuchtende, weiße Punkte (Pfeil). Bei den schwächer leuchtenden, grünlich-weißen Flecken handelt es sich um Ausscheidungen von Kalziumkristallen (wahrscheinlich Ca-Tartrat). b)-d) Pollenschläuche im Bereich der Griffelspitze (Compitum), e)-f) Pollenschläuche im Griffel.
162. *Skimmia japonica* Pollenschläuche im Bereich der Samenanlagen (100x).
163. *Poncirus trifoliata*: Pollenschläuche im Bereich der Griffelspitze (100x).

e) Darstellung von Beziehungen

164. Beziehungen zwischen den Gruppen der Rutaceae und Simaroubaceae aufgrund der Gynoeciumstruktur.

1

0.5 mm

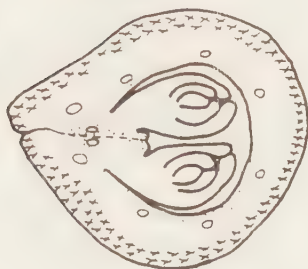
a



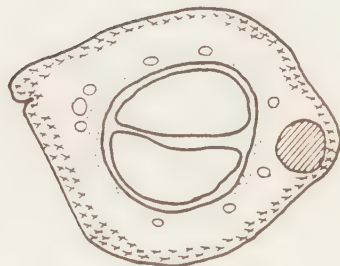
b



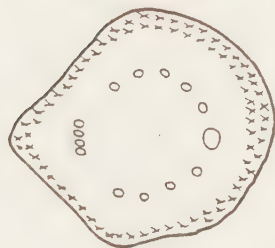
c



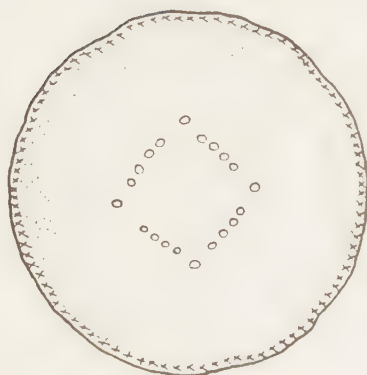
d



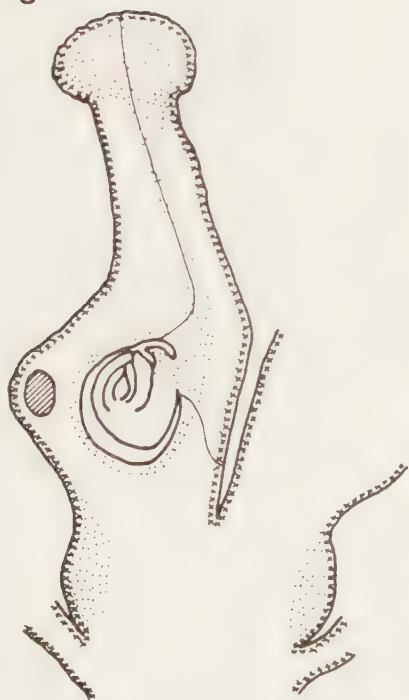
e



f



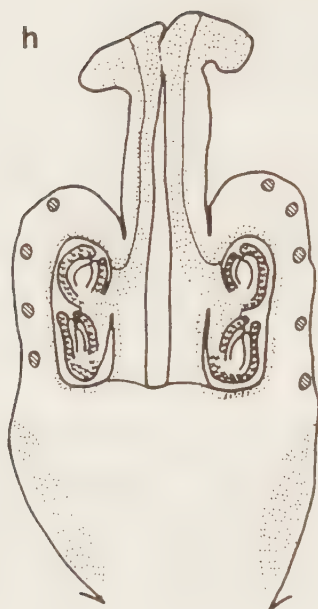
g



0.5 mm

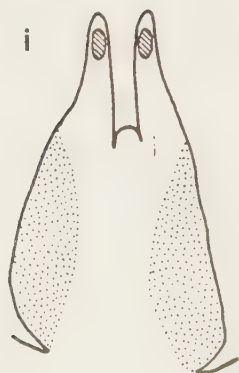
2

h



1.0 mm

i



a



b



c



d



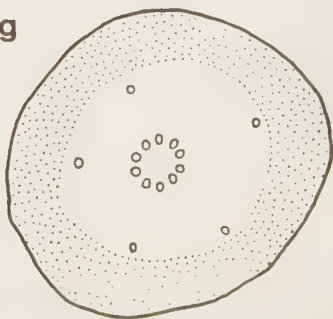
e



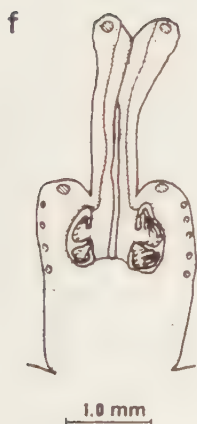
f



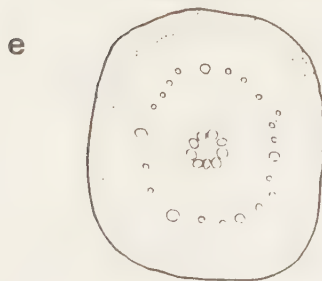
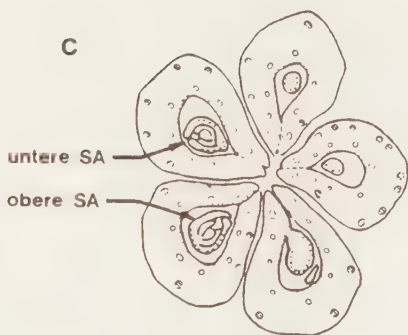
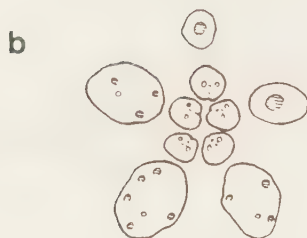
g



3



1.0 mm

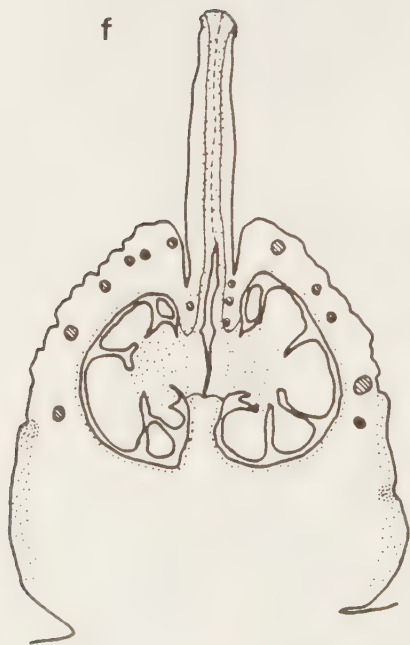
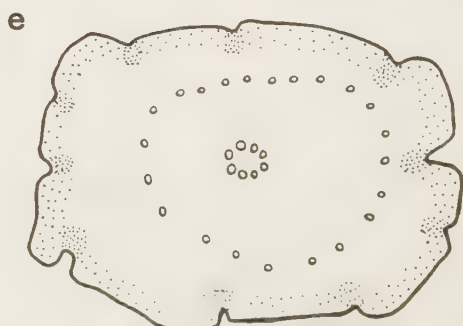
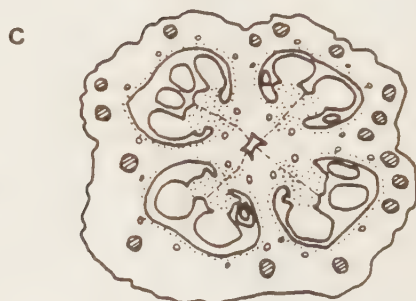
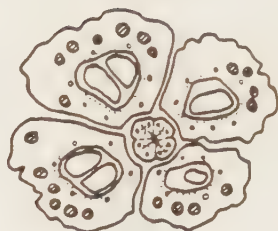


4

a
0.5 mm



b
1.0 mm



5

0.5 mm

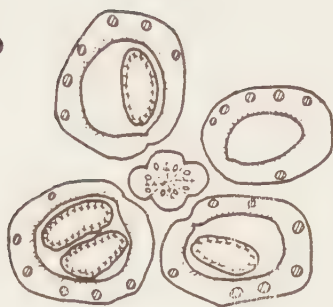
g

1.0 mm

a



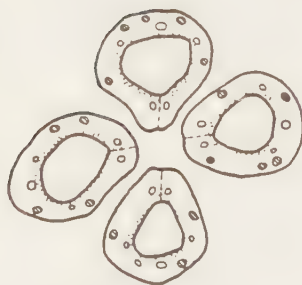
b



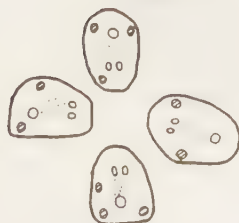
c



d



e



f

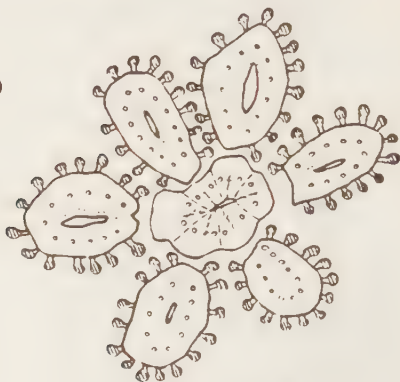


6

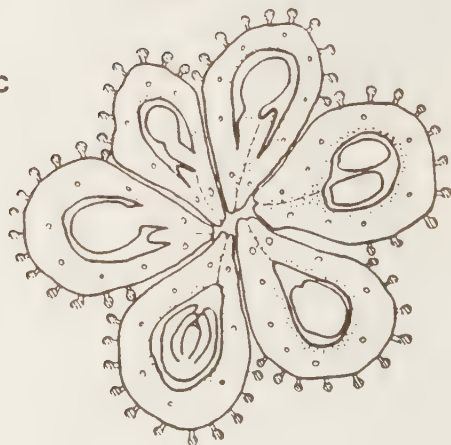
a



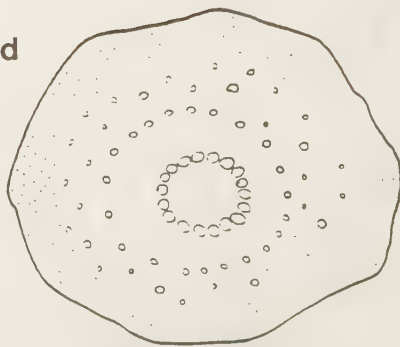
b



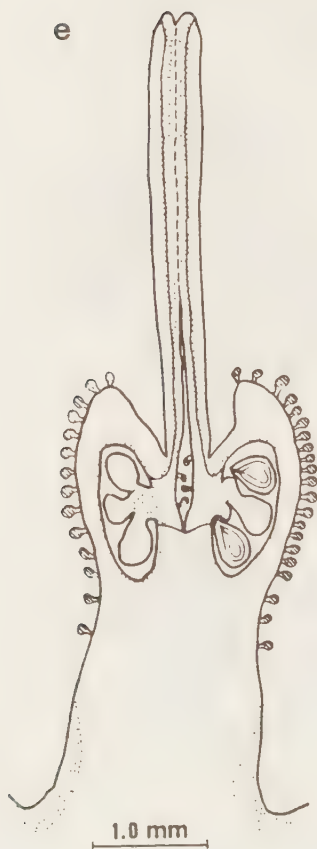
c



d



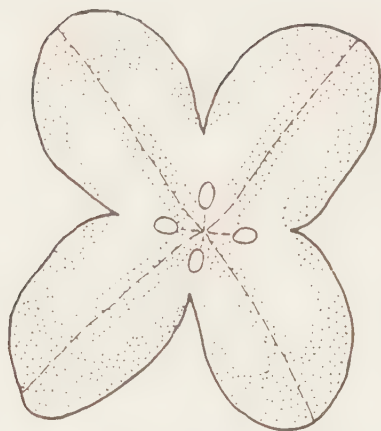
e



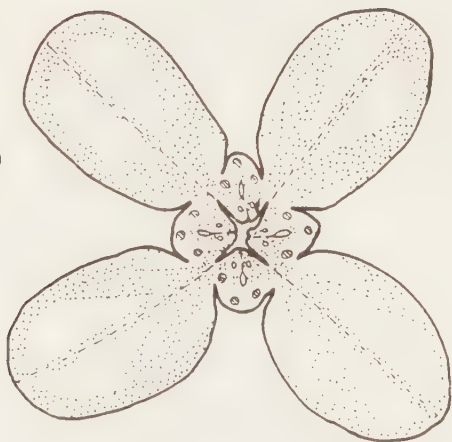
1.0 mm

7

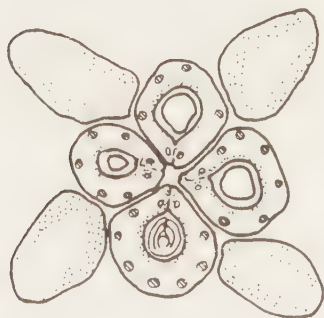
a



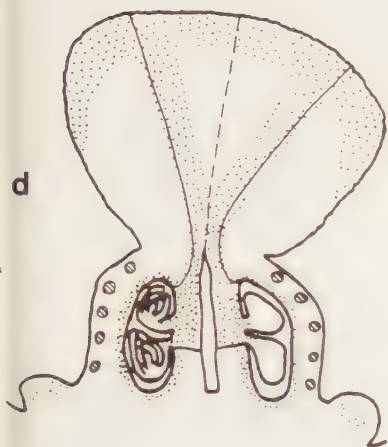
b



c

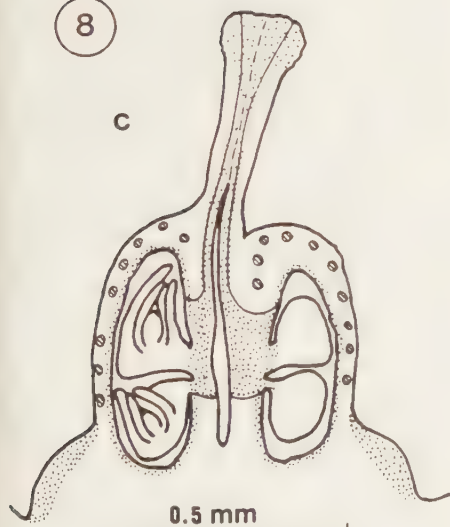


1.0 mm



8

c



0.5 mm

1.0 mm

a



b

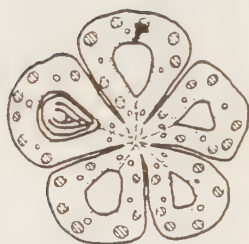


9

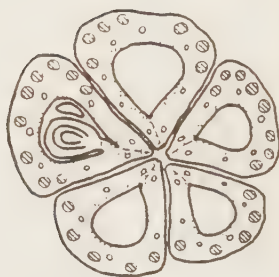
a



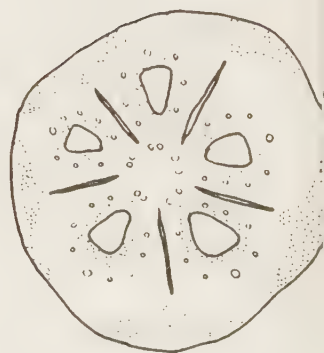
b



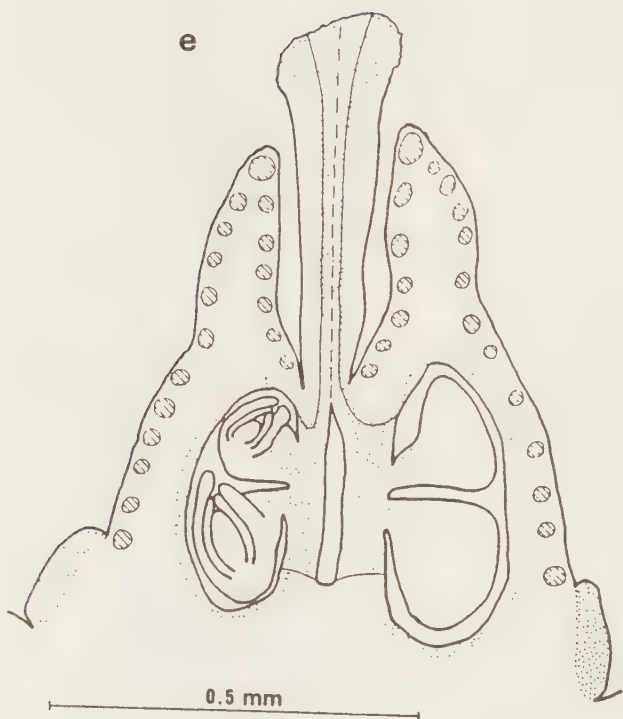
c



d



e

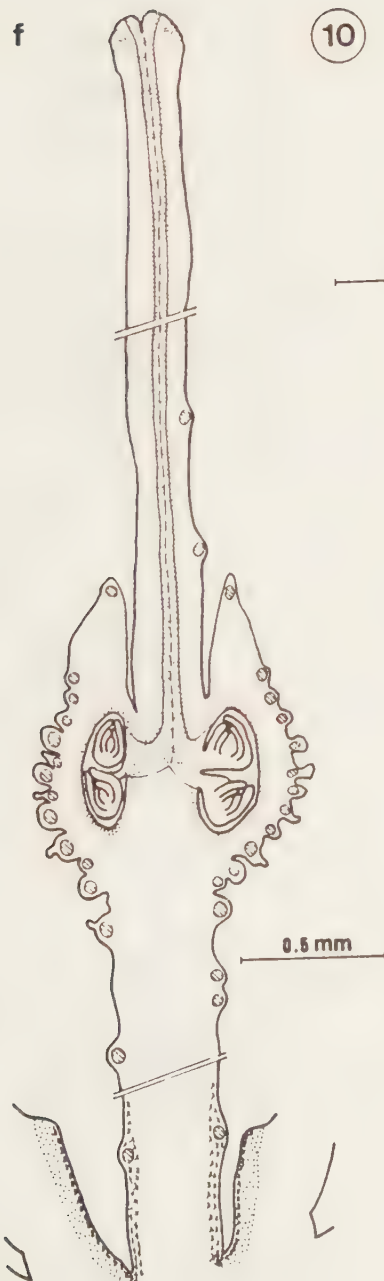


0.5 mm

0.5 mm

f

10



a

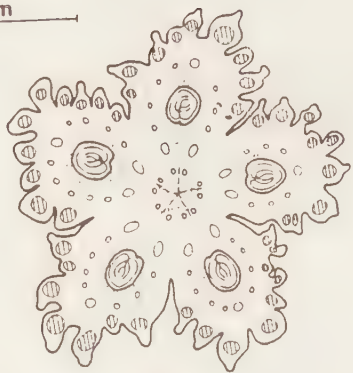


b



0.5 mm

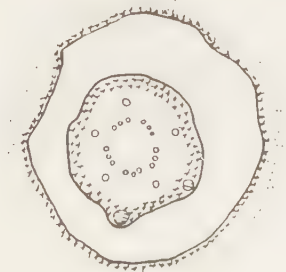
c



d



e



12

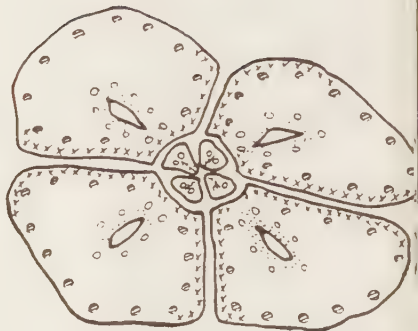
a



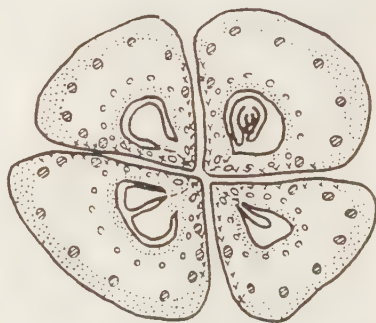
b



c



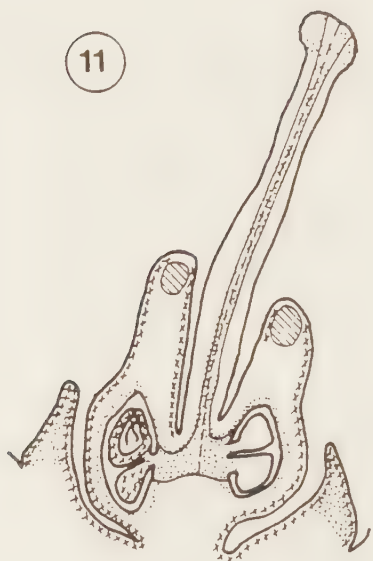
d



e



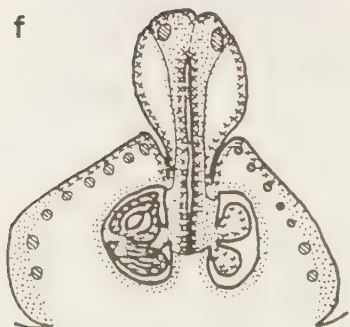
11



0.5 mm

1.0 mm

f



13

0.5 mm

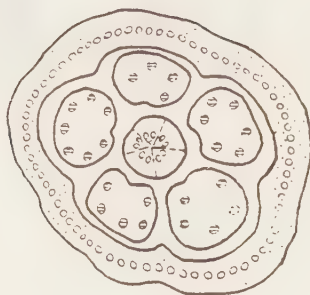
a



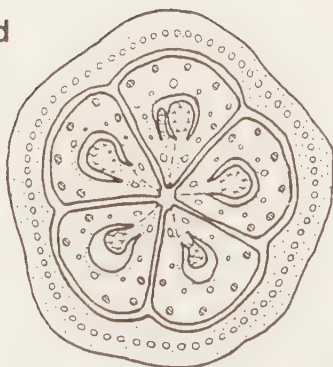
b



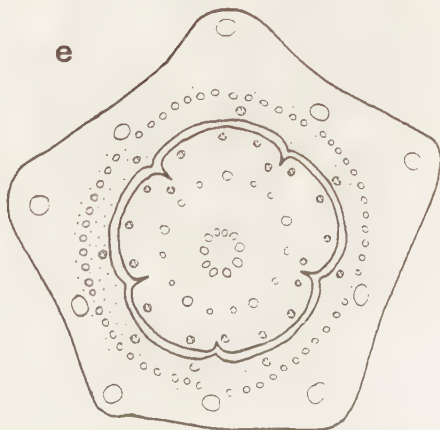
c



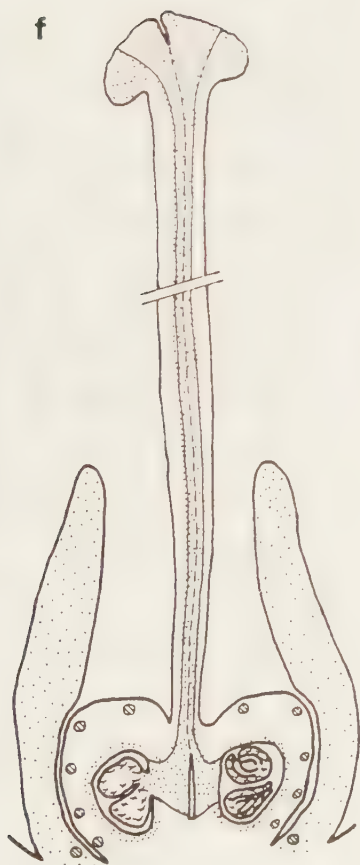
d



e



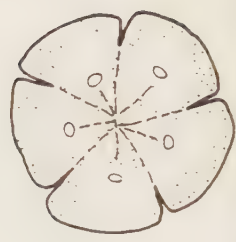
f



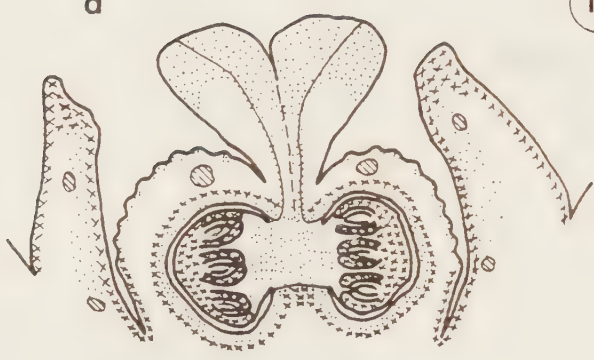
1.0 mm

14

a

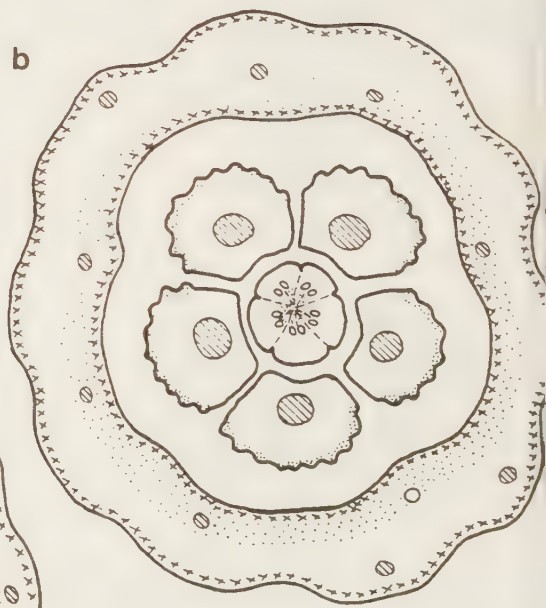


d

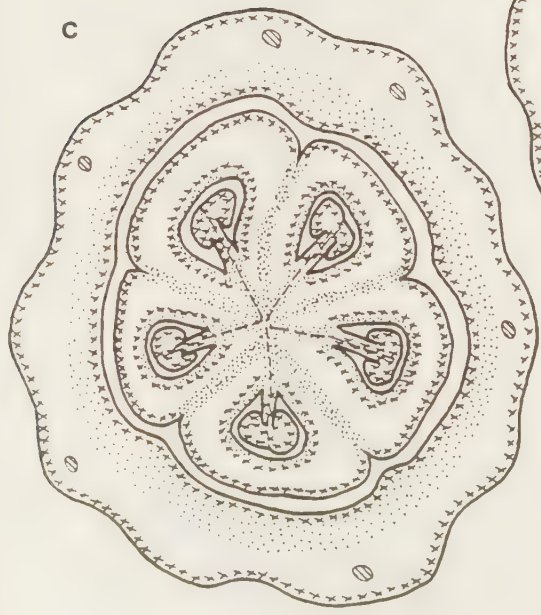


0.5 mm

b

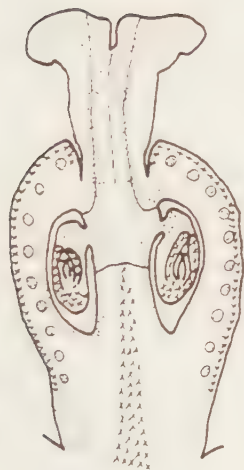


c



15

g



1.0 mm

h



a



b



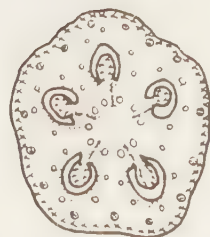
c



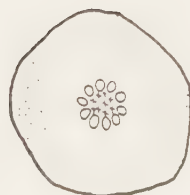
d



e

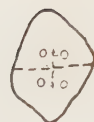


f



16

a

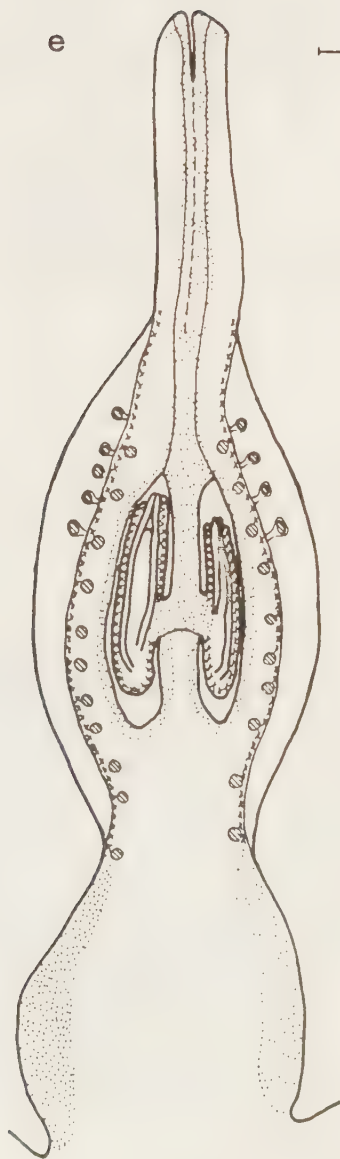


b

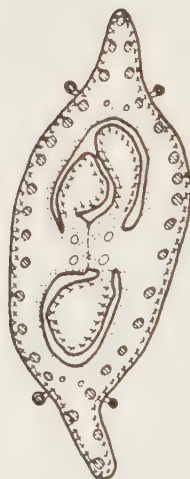


0.5 mm

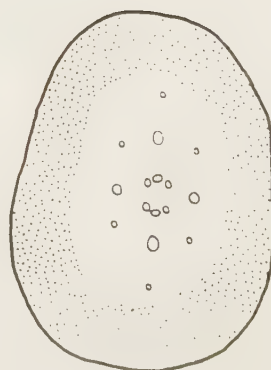
e



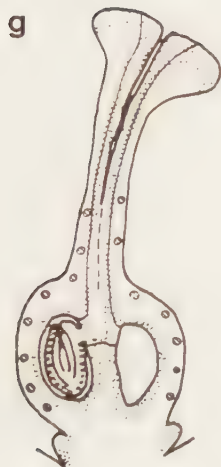
c



d

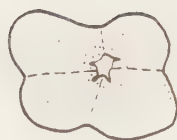


17



1.0 mm

a



b



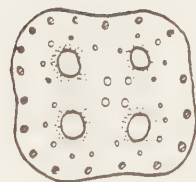
c



d



e



f



f



18

0.5 mm

a



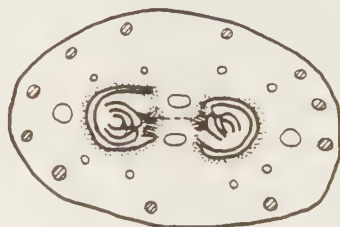
b



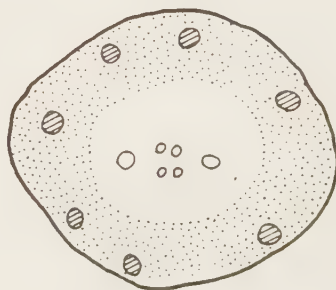
c



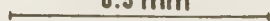
d

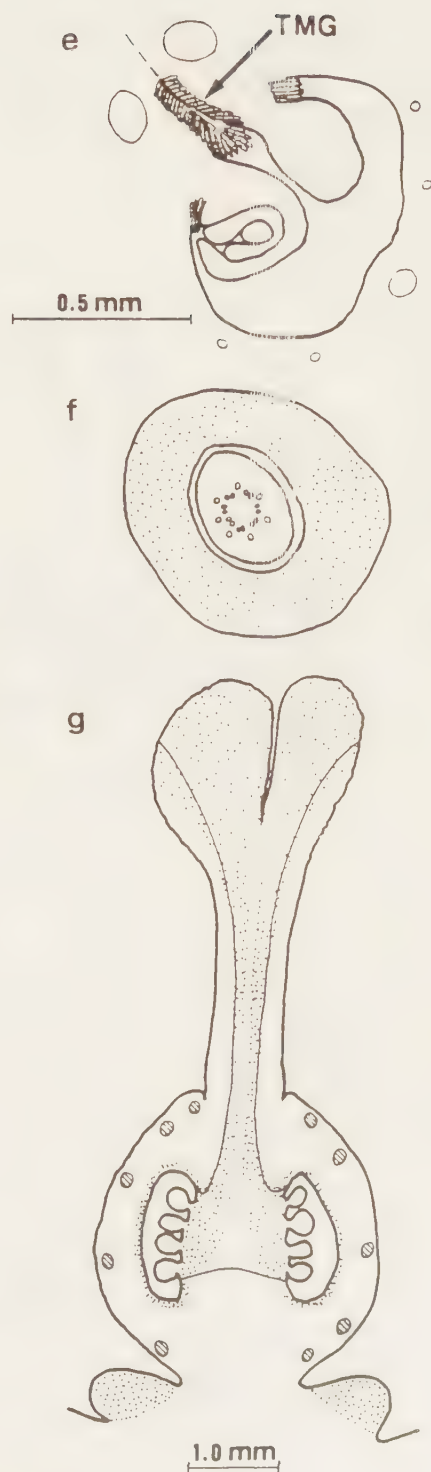
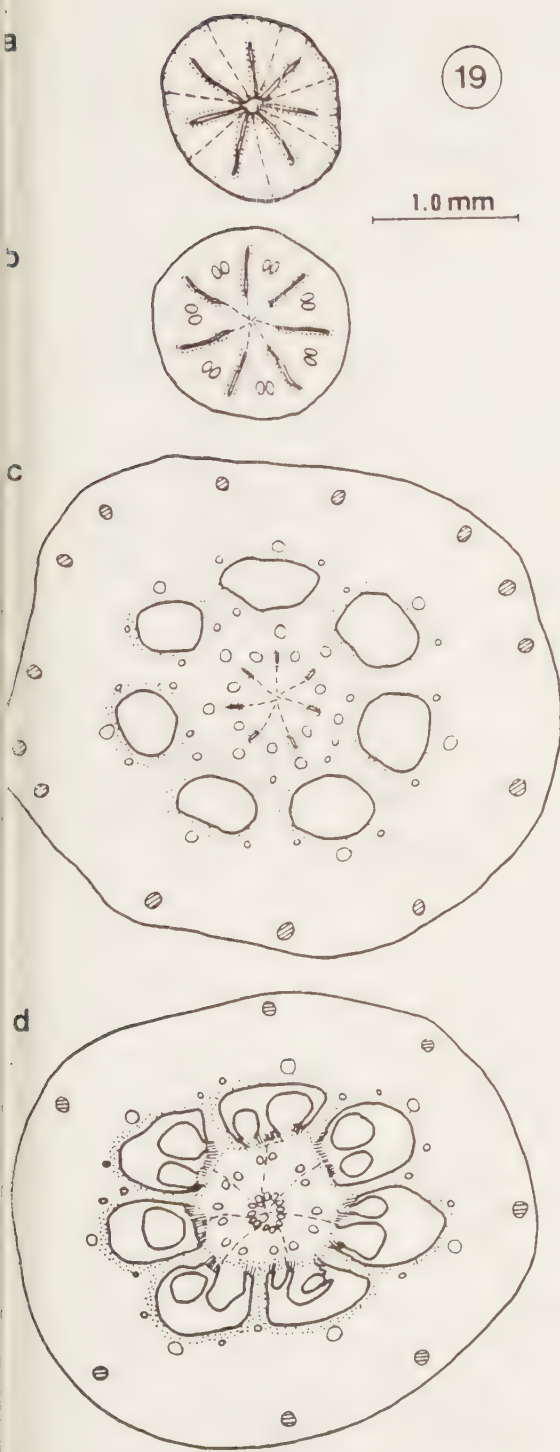


e

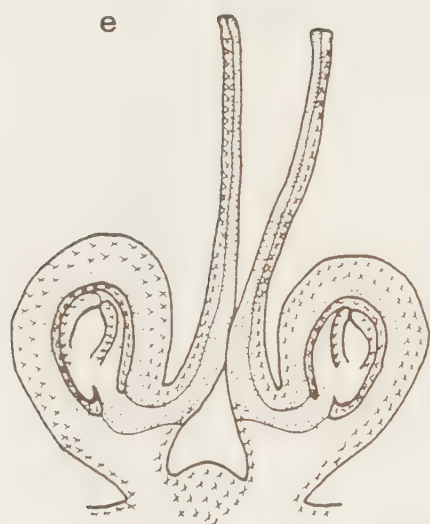


0.5 mm



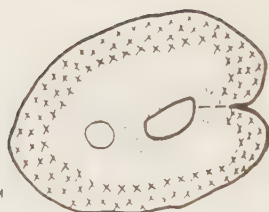


20



0.1 mm

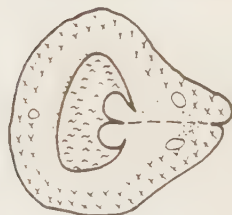
a



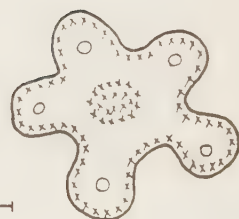
b



c



d



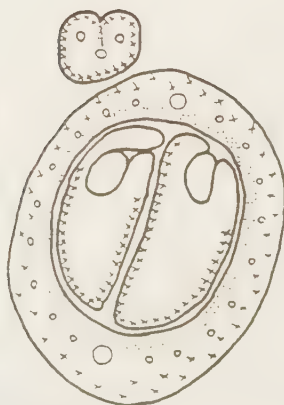
0.5 mm

21

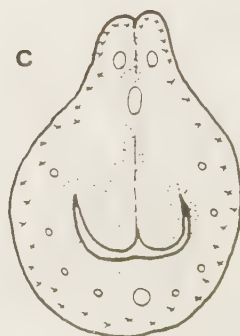
a



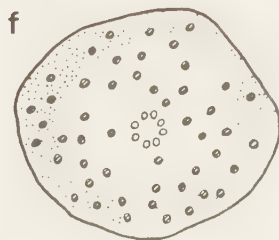
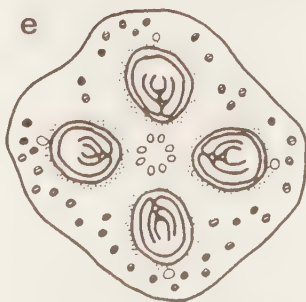
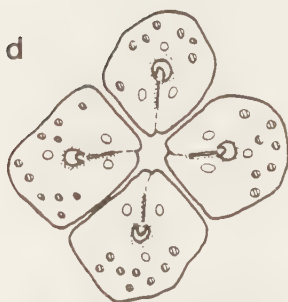
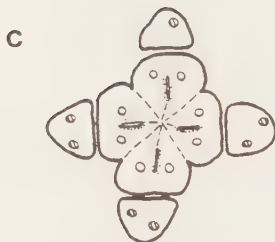
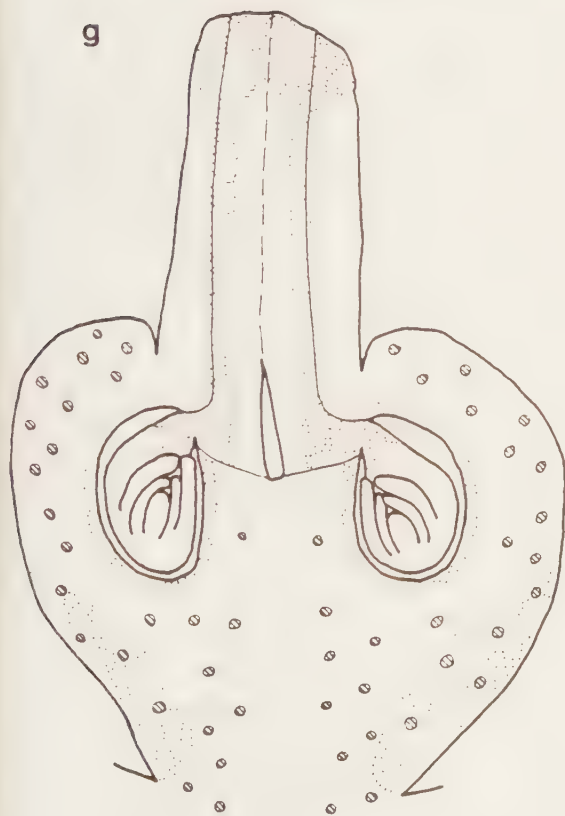
b



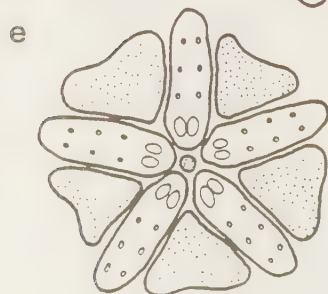
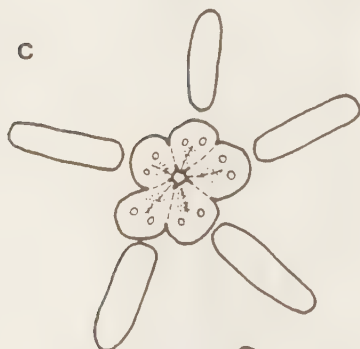
c



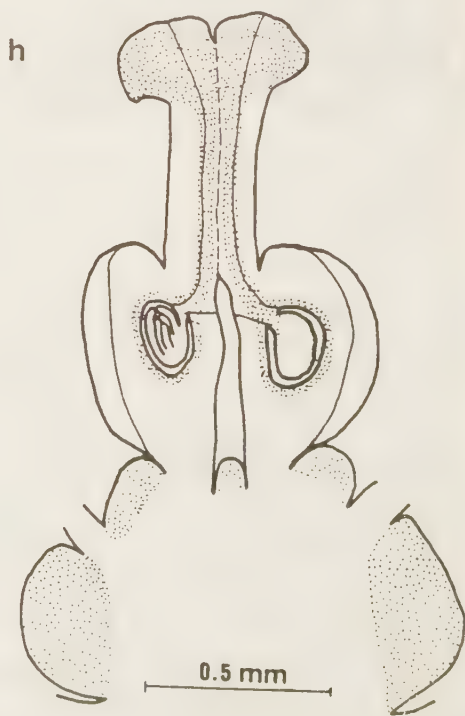
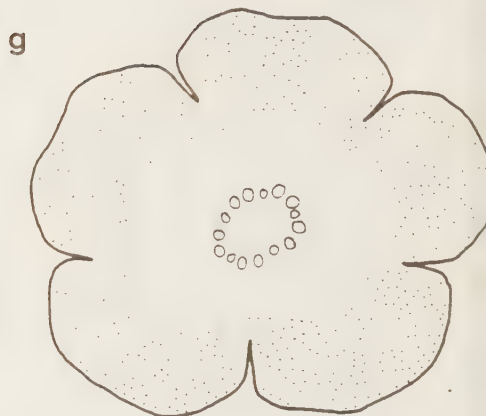
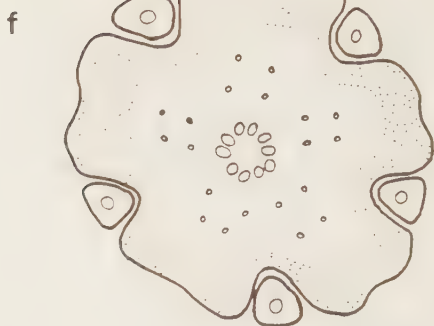
0.5 mm



0.5 mm

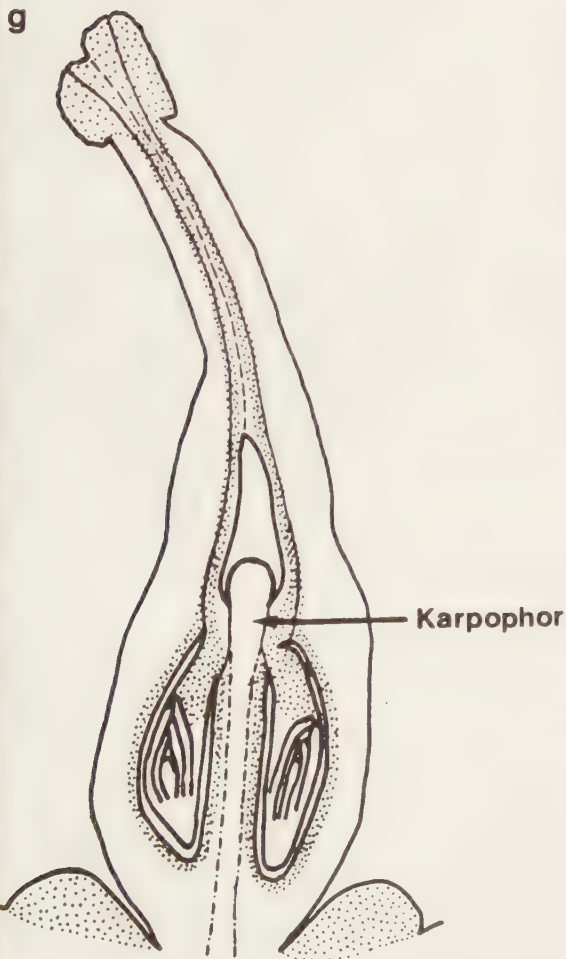


0.5 mm



0.5 mm

0.5 mm



0.5 mm

a



b



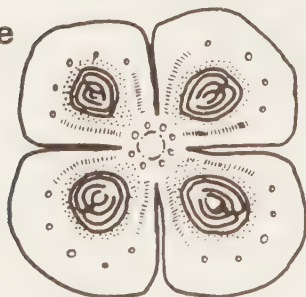
c



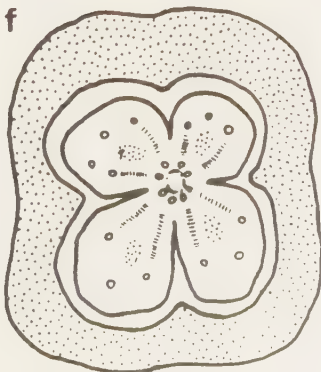
d



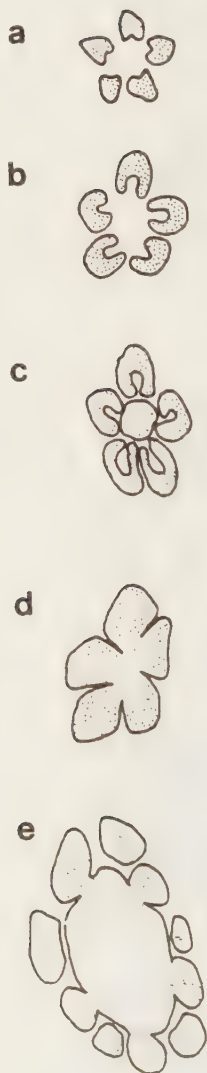
e



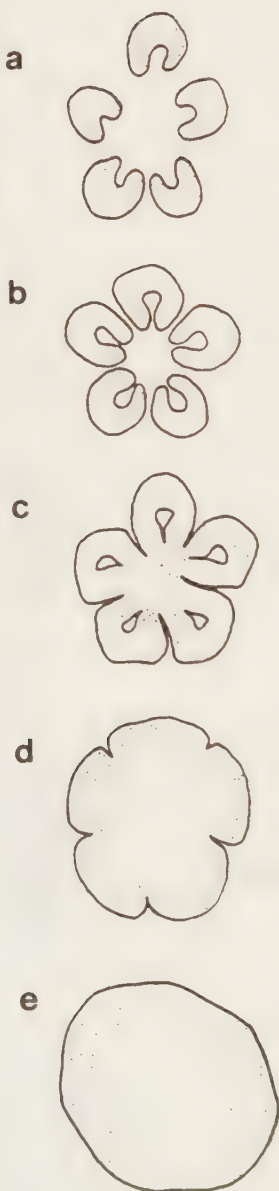
f



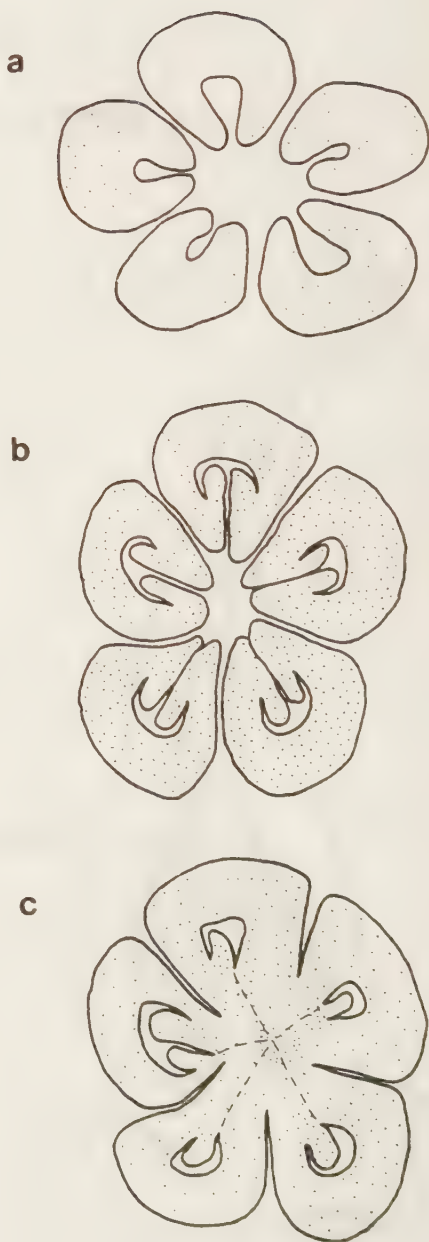
25



26



27



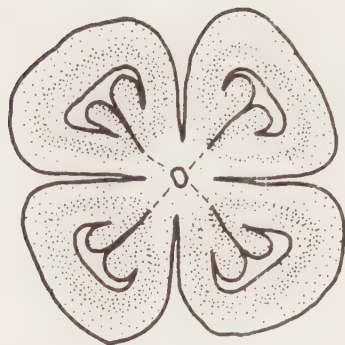
0.5 mm

28

b



c

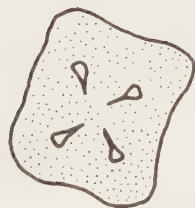


29

b



c

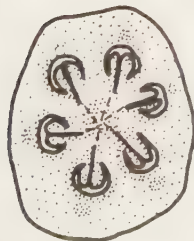


0.5 mm

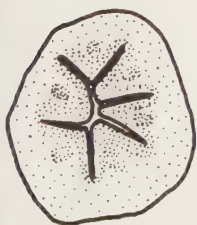
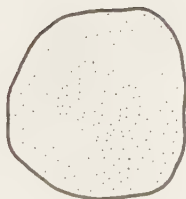


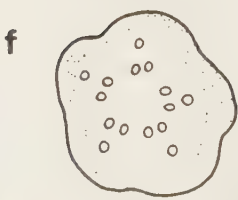
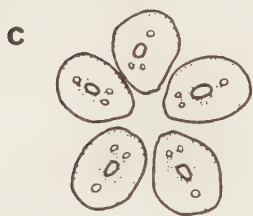
30

b



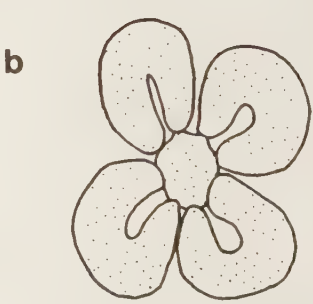
c



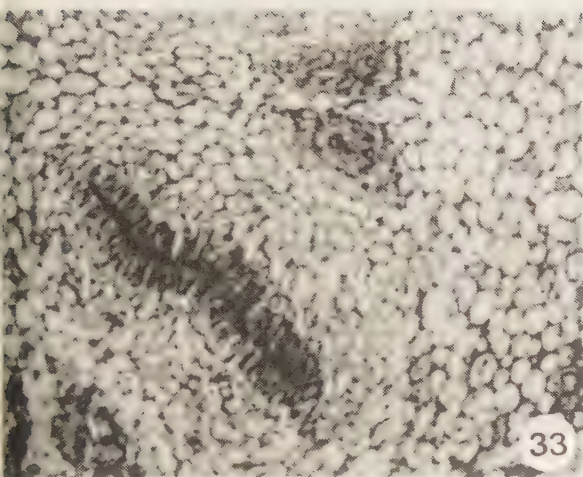


0.5 mm

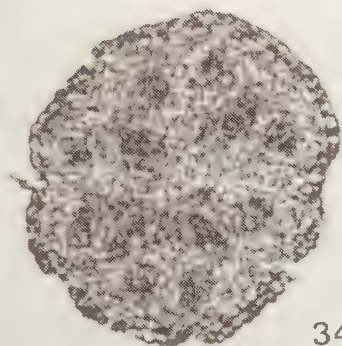
32



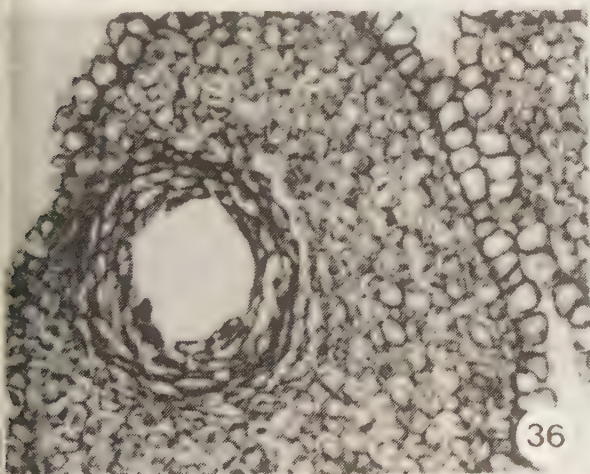
0.1 mm



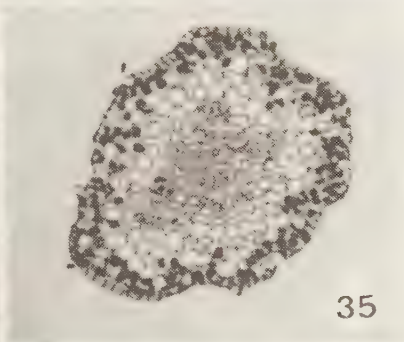
33



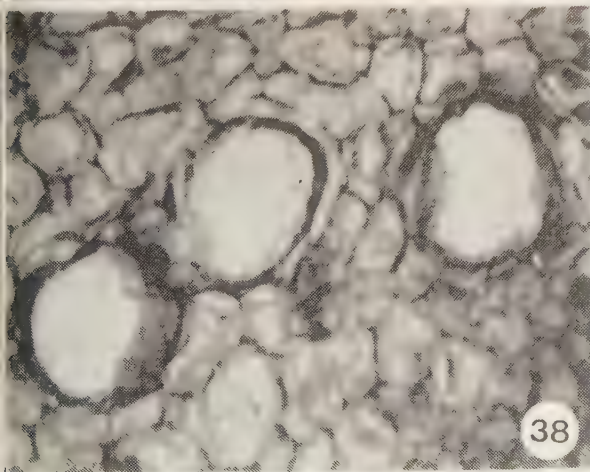
34



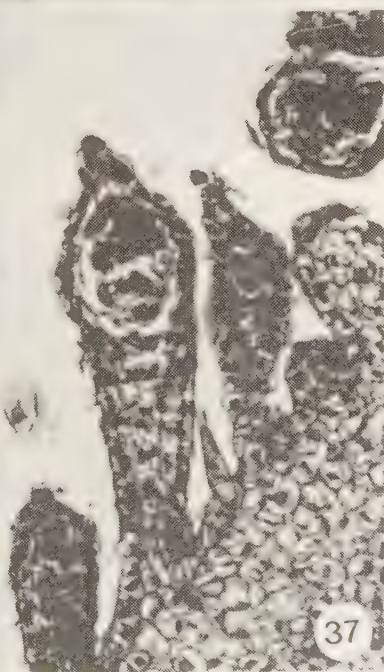
36



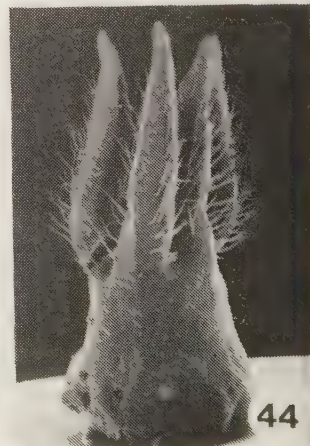
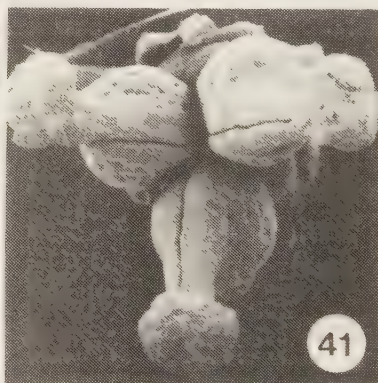
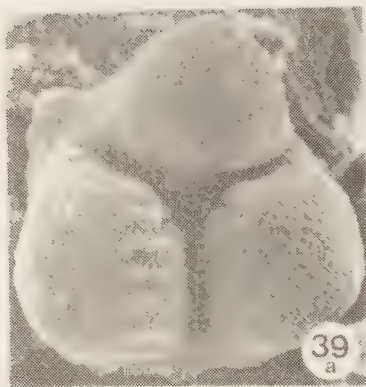
35

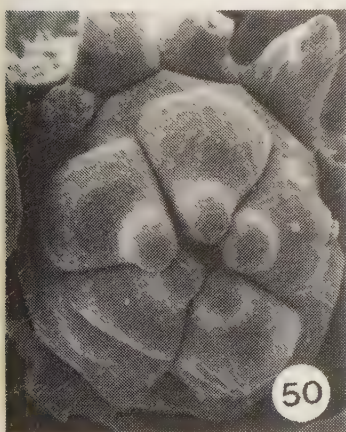
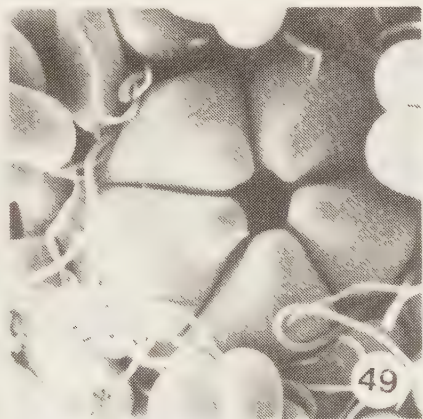
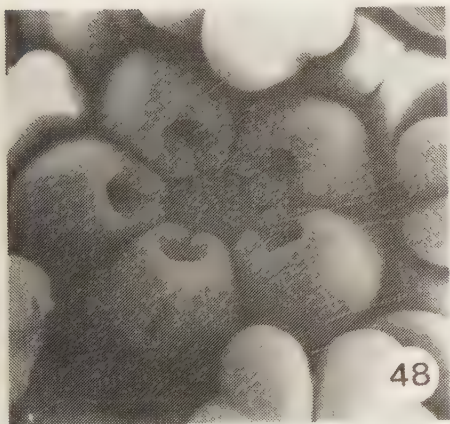
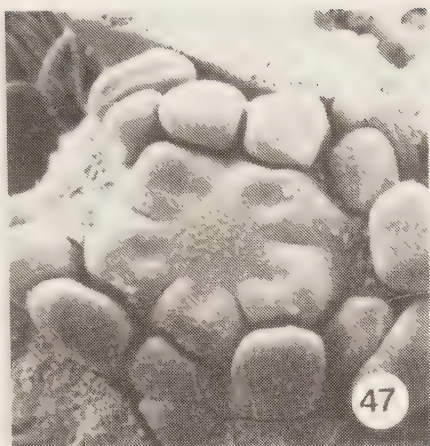
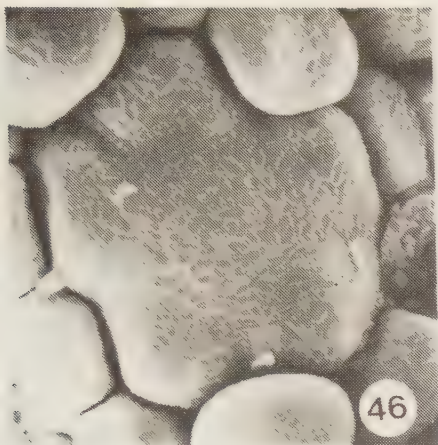


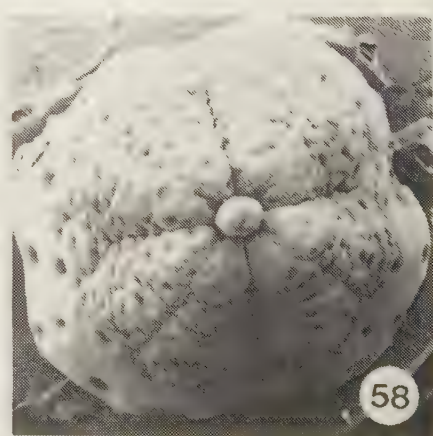
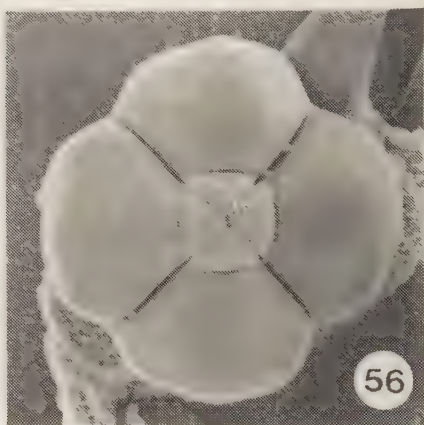
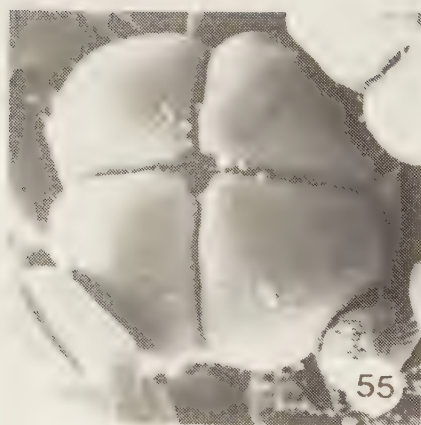
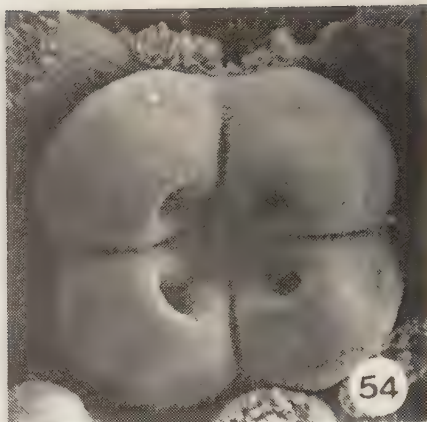
38

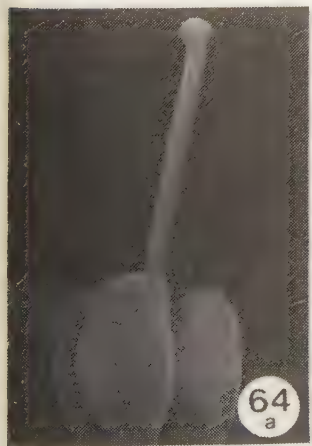
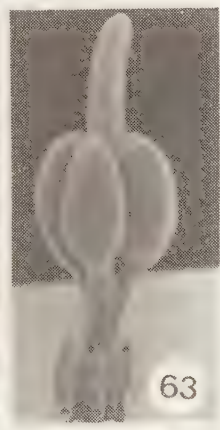
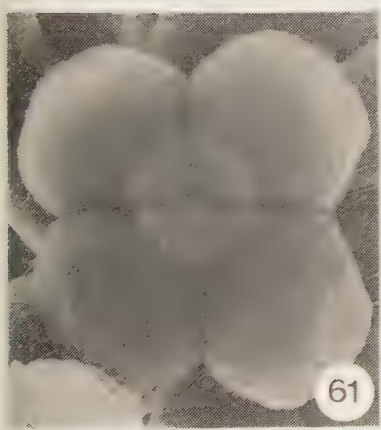
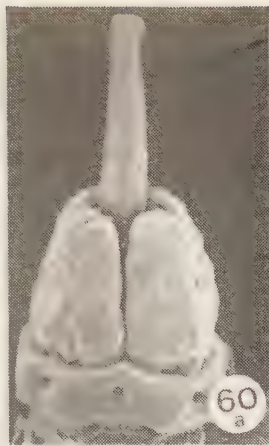
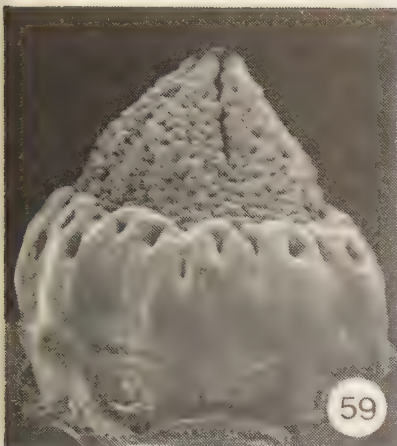


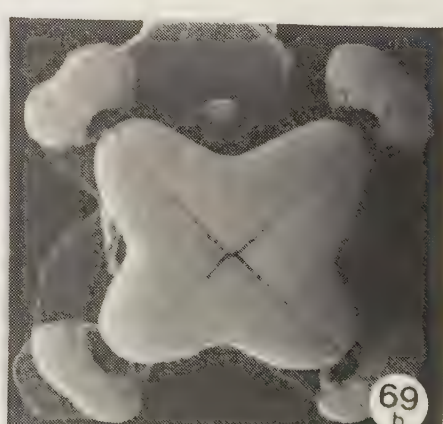
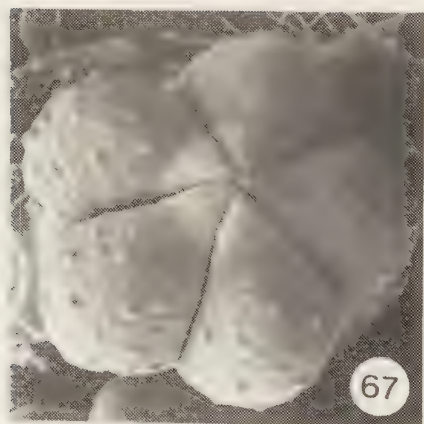
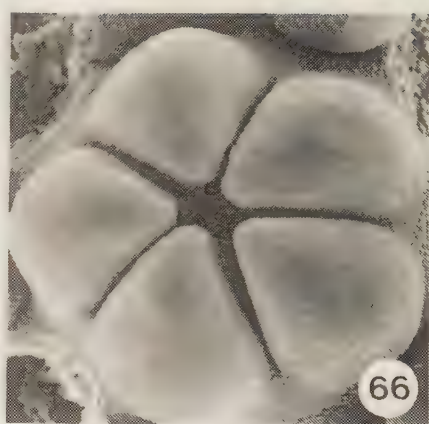
37

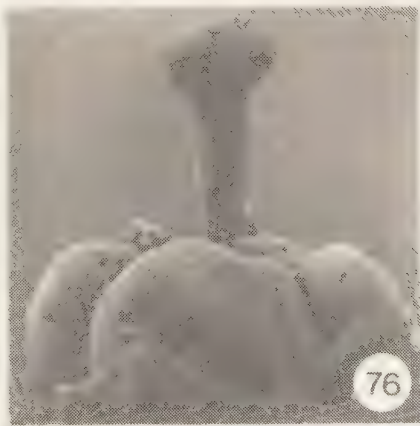
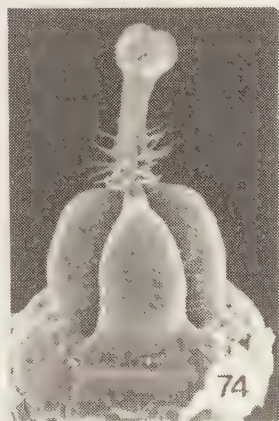
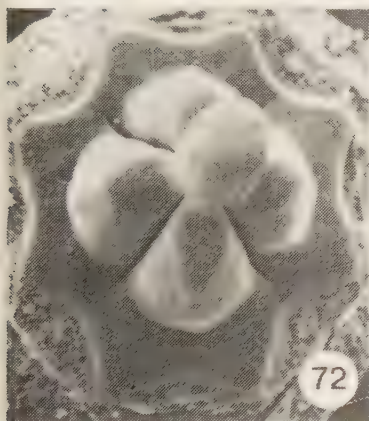
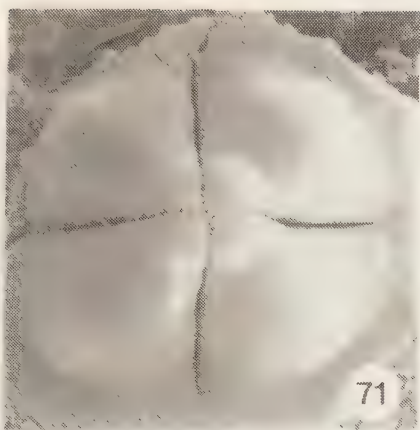
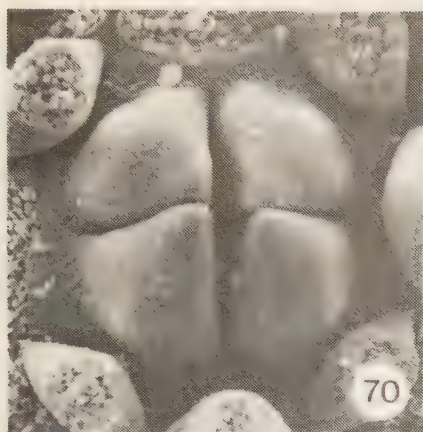


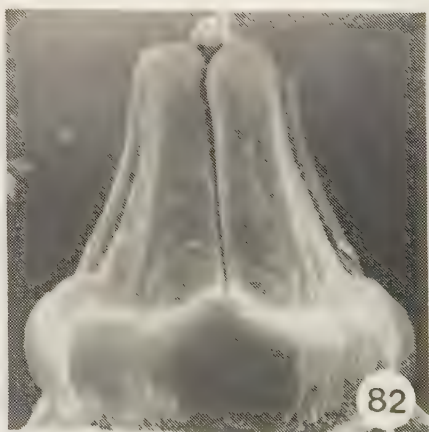
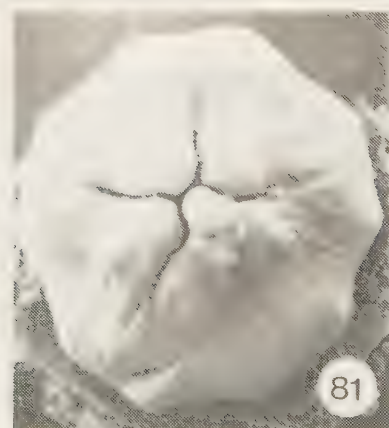
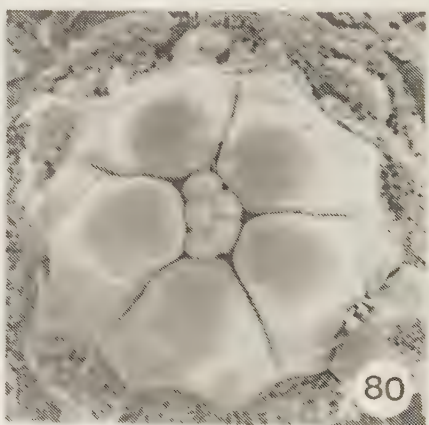
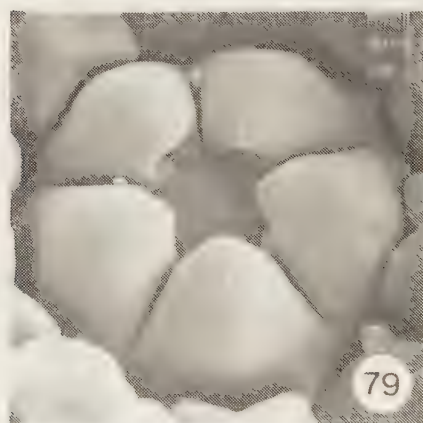
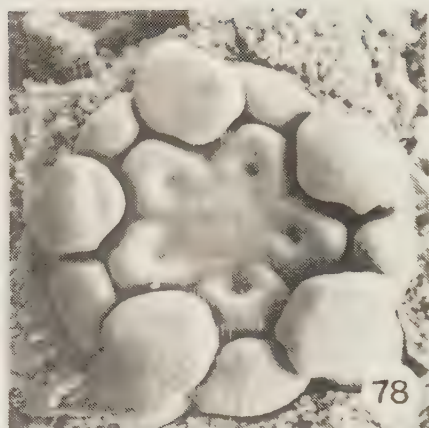
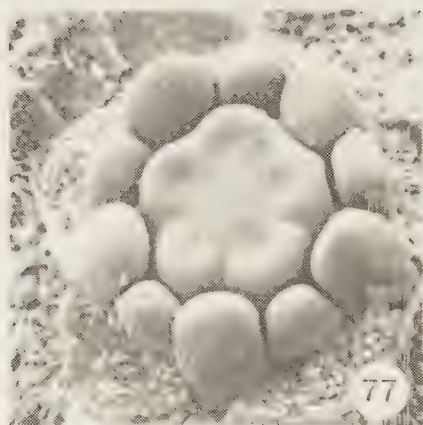


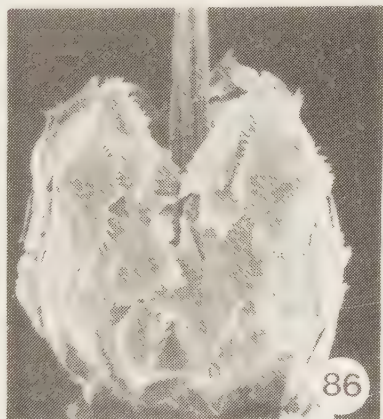
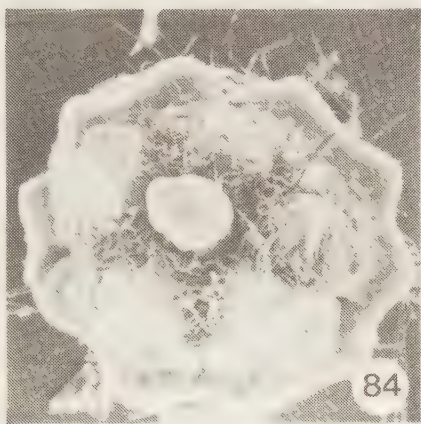
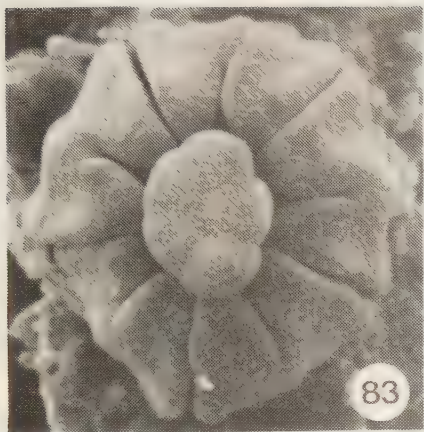


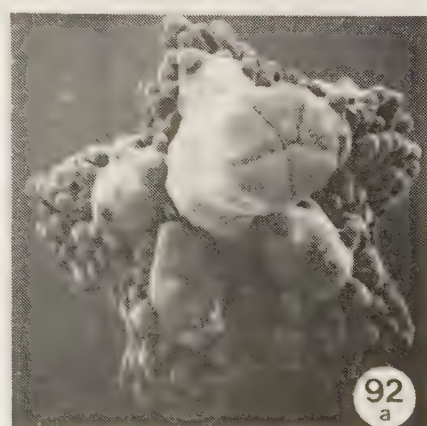


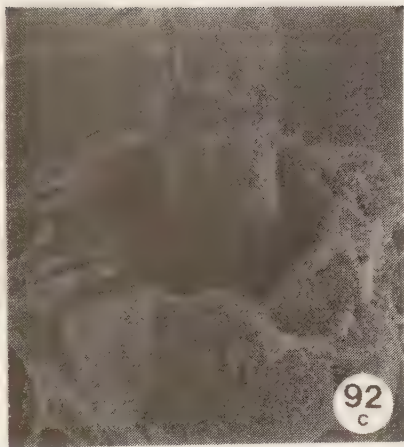
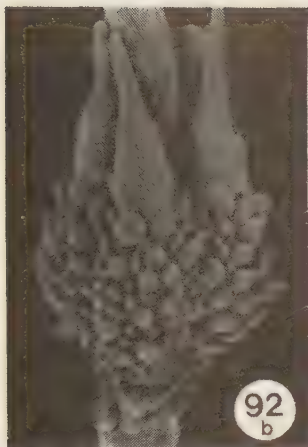


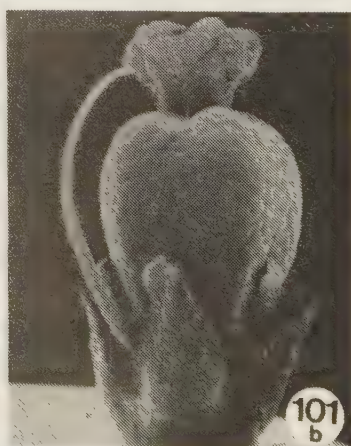
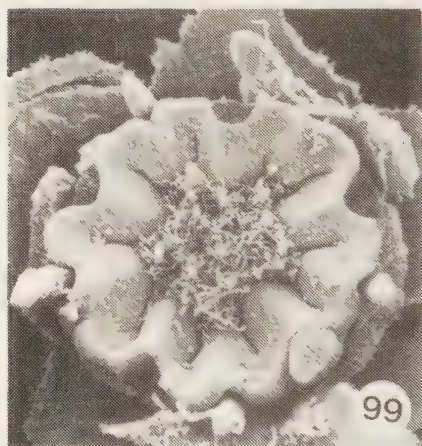
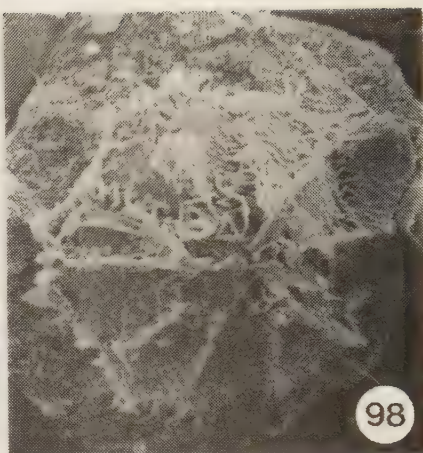
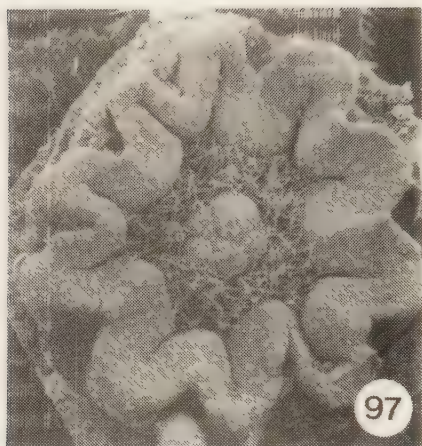


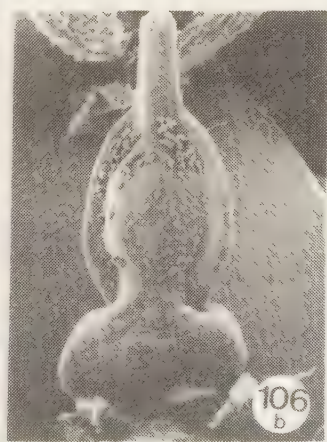
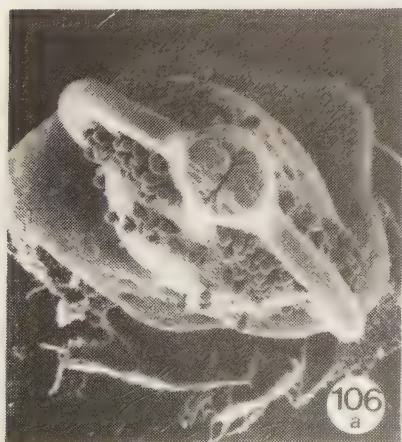
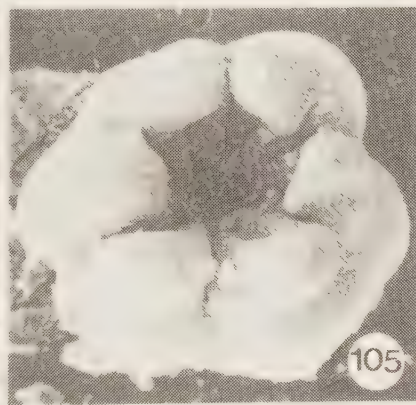
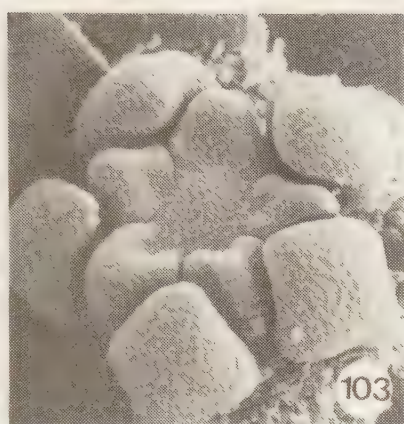
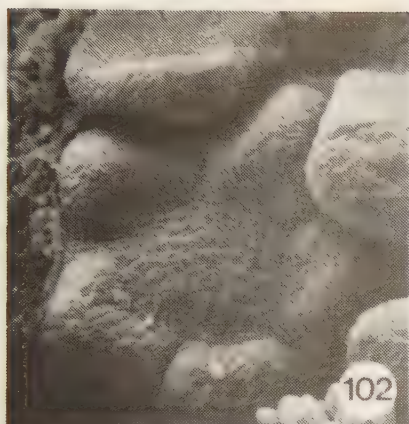


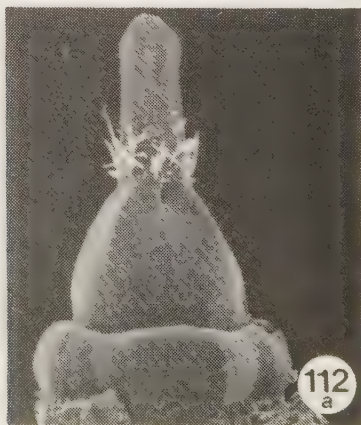
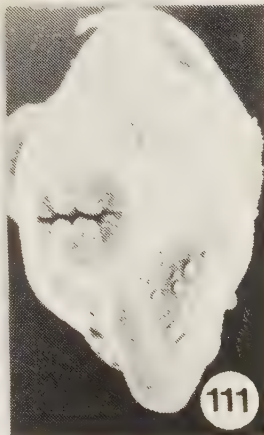
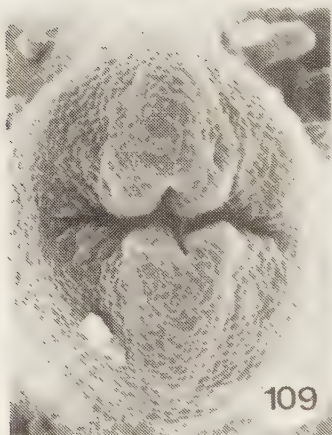
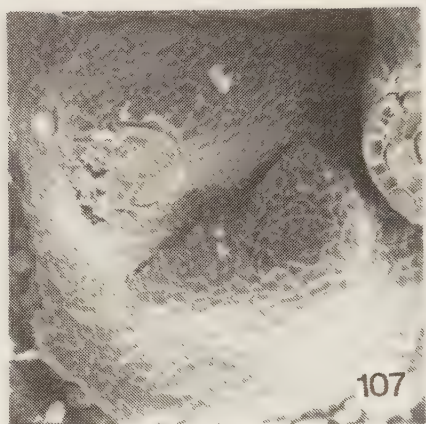


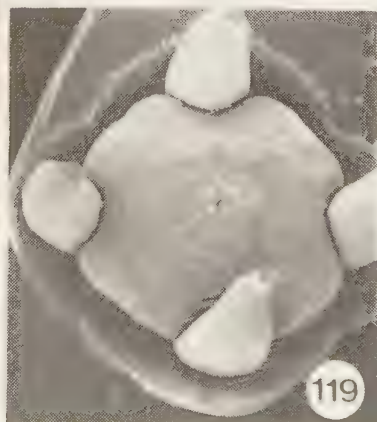
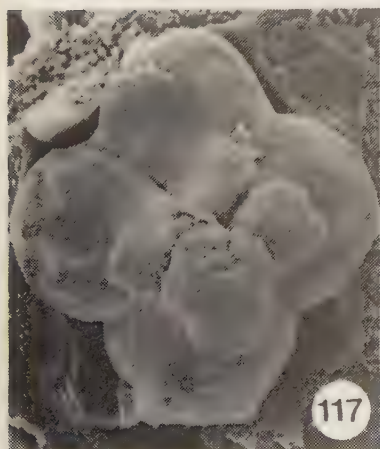
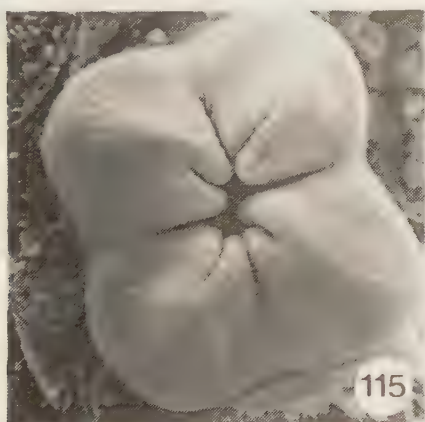
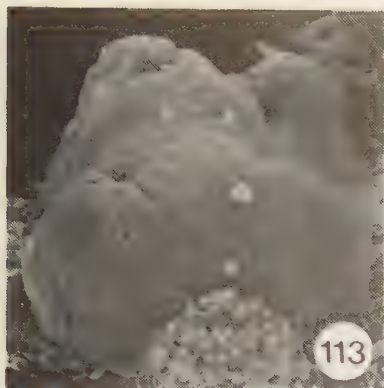


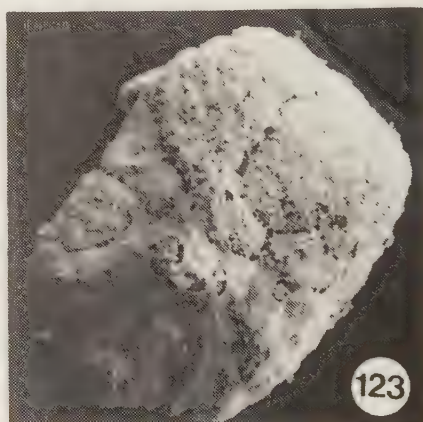
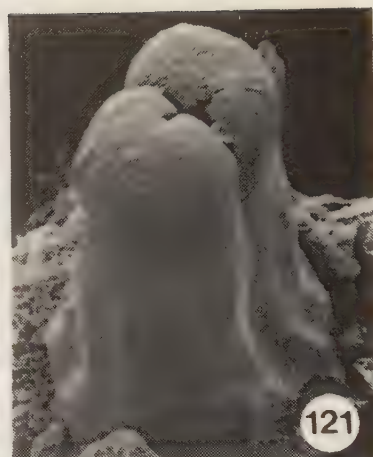


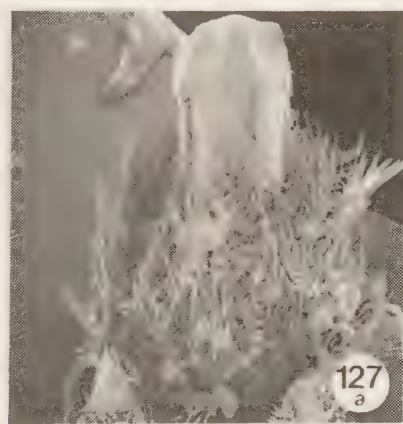


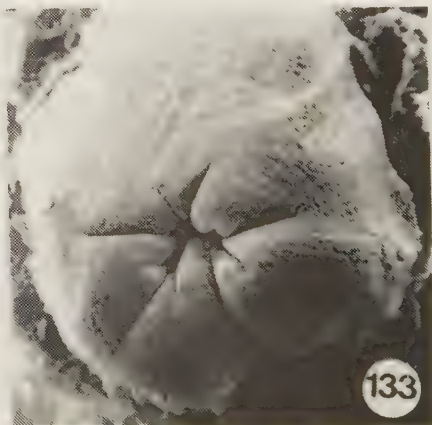
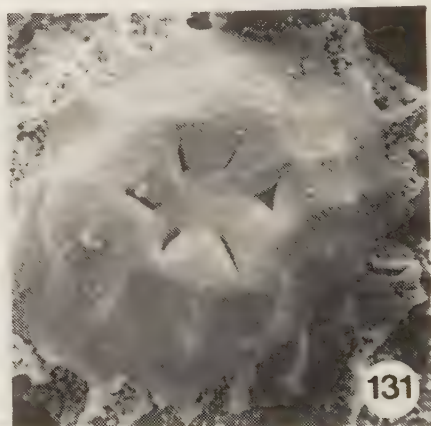
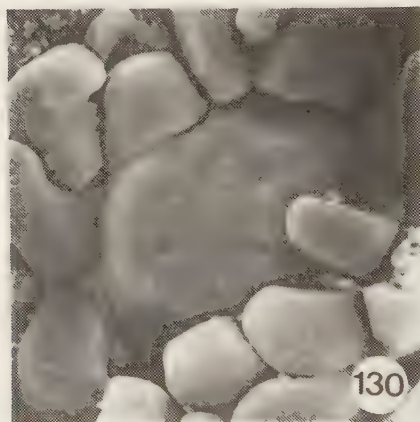
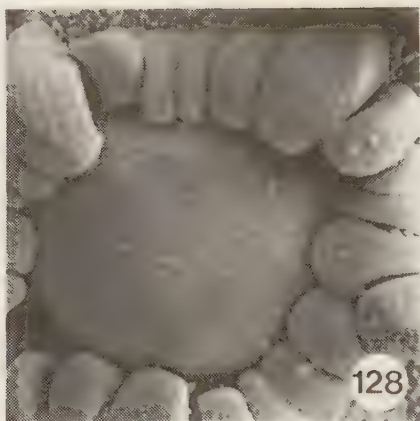


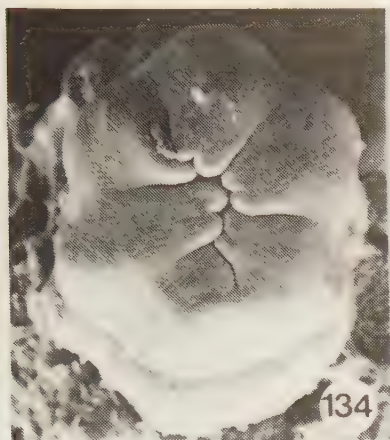


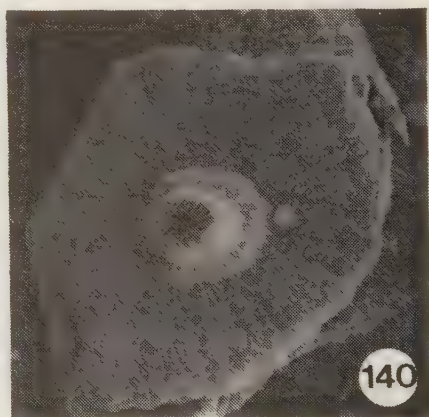
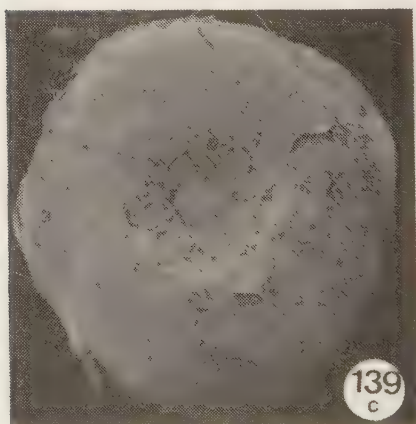


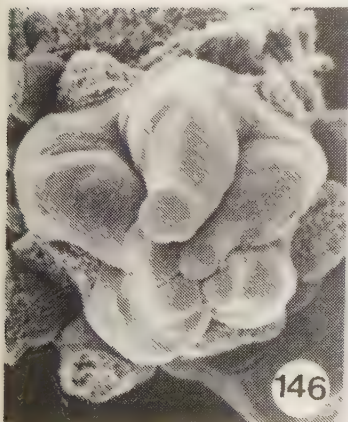
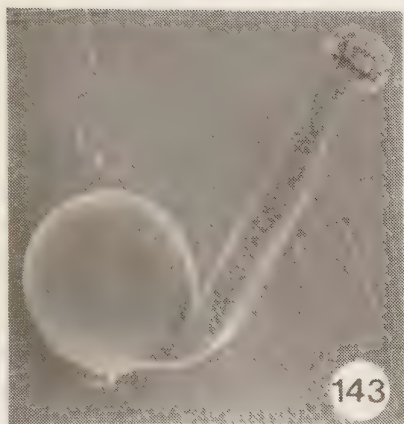


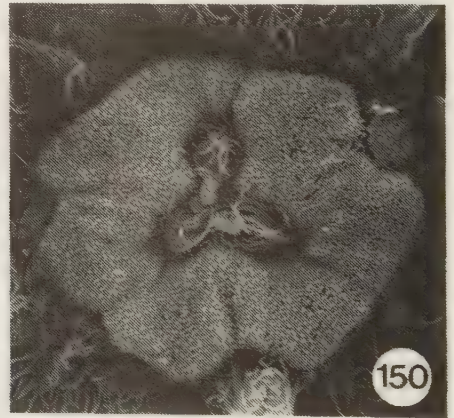


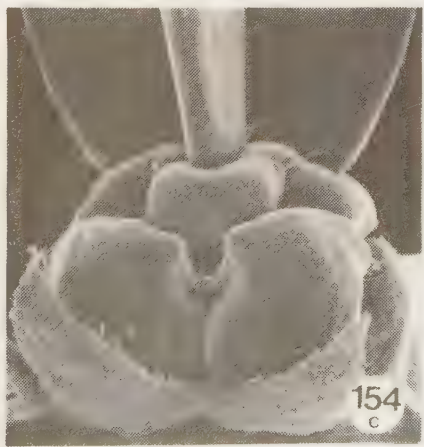
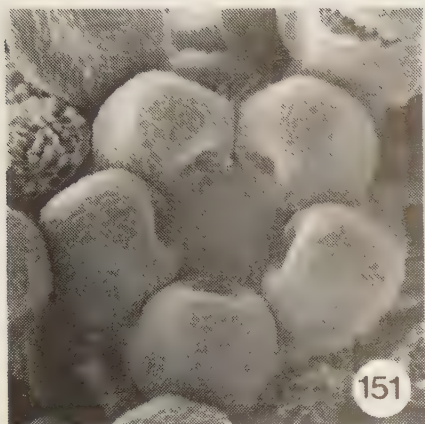


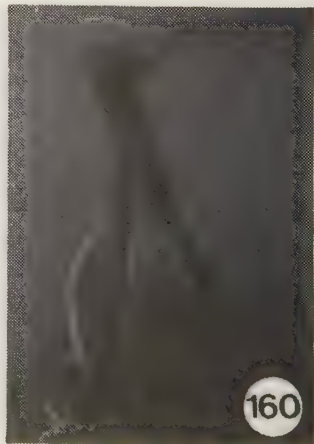
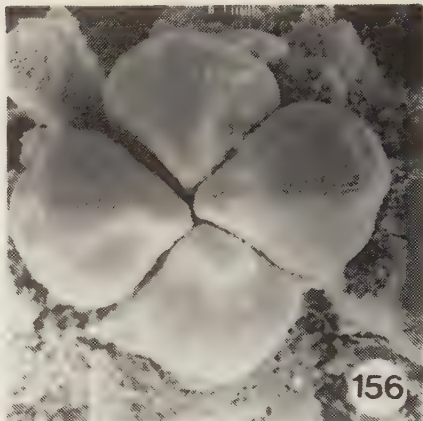


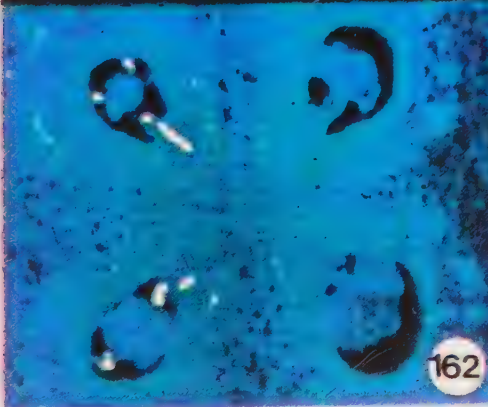
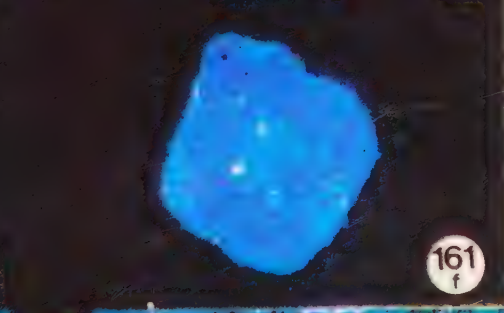
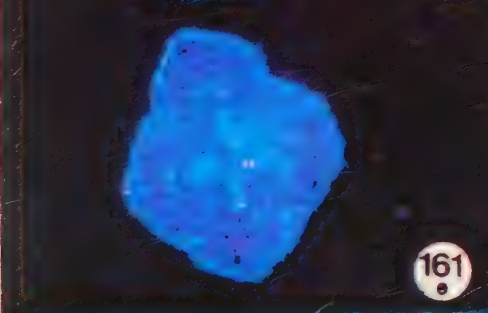
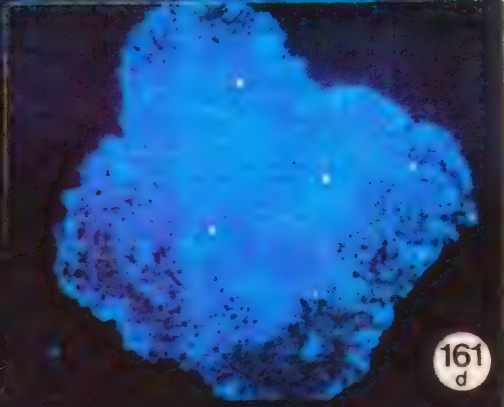
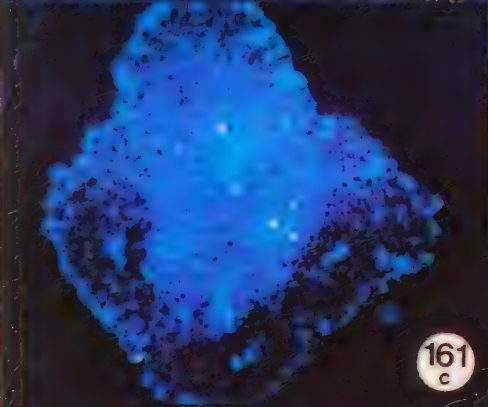
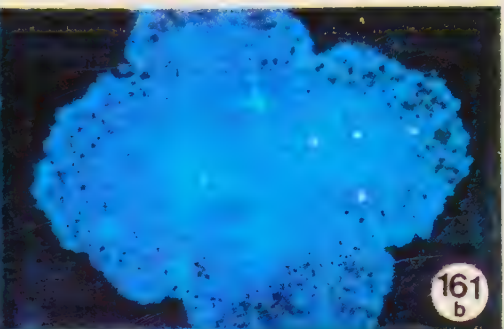
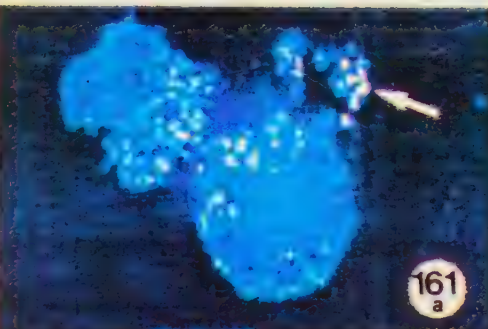




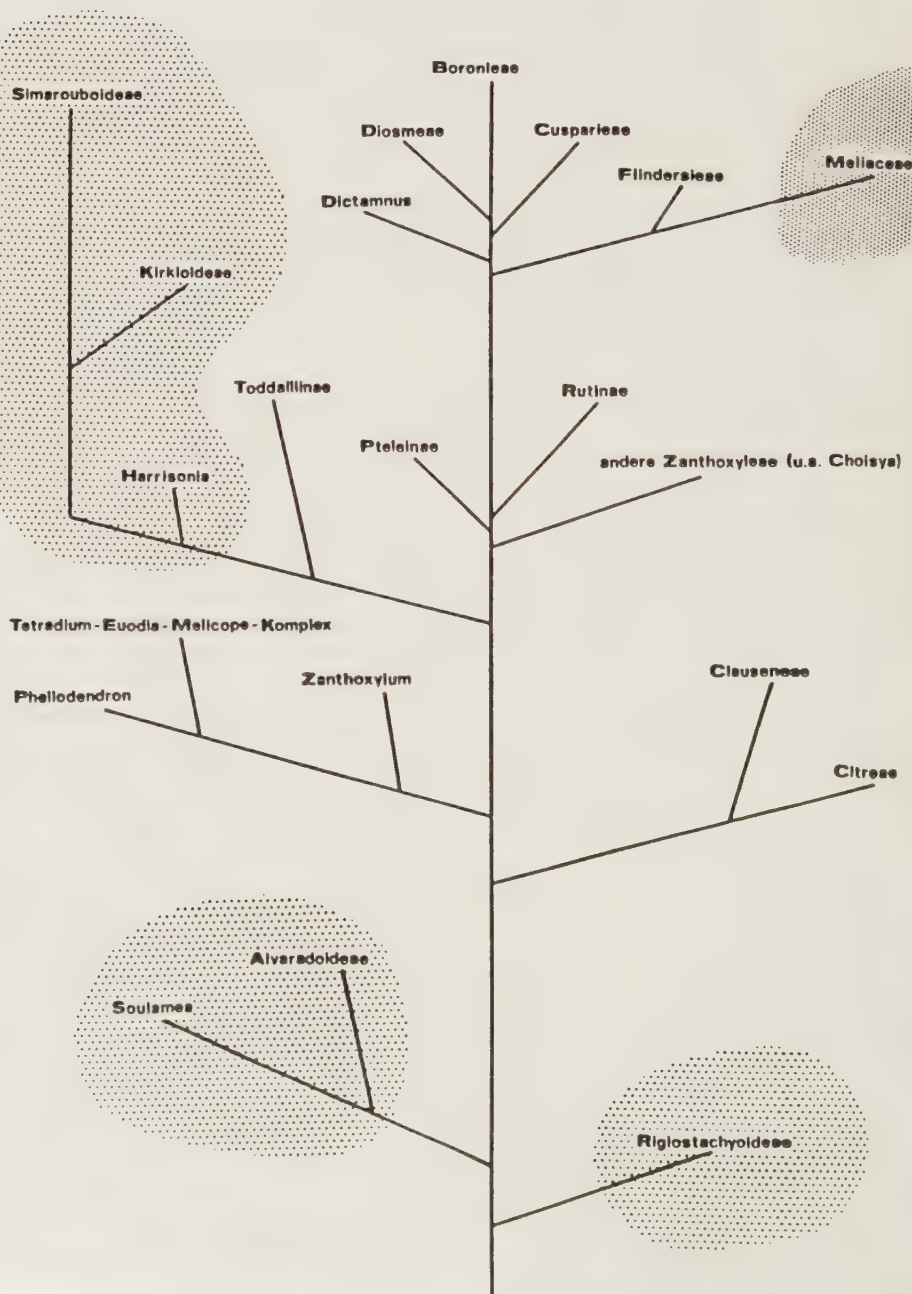








Beziehungen zwischen den Gruppen der Rutaceae und Simaroubaceae aufgrund der Gynoeciumstruktur



CURRICULUM VITAE

von Eduard Ramp, geboren am 11.1.1949 in Cape Town, Bürger von Zürich und Bertschikon.

1956-1965	Primar- und Sekundarschule in Zürich.
1965-1968	Tiefbauzeichner-Lehre in Zürich.
1969-1972	Technikum Winterthur, Diplom-Abschluss an der Abteilung für Tiefbau.
1973-1978	Projektierung von kommunalen und regionalen Wasserversorgungsanlagen.
1979	Universität Zürich, Ergänzungsprüfung zur Maturität.
1979-1984	Biologiestudium an der Universität Zürich, Diplom in Botanik.
1984-1988	Arbeit an der Dissertation unter der Leitung von Prof. Dr. P.K. Endress.
seit 1988	Bauamt Kloten: Aufgaben der Raumplanung und des Umweltschutzes.

Während des Studiums habe ich Vorlesungen besucht bei:

G. Bächli; R. Bachofen; W. Bächtold; J. Biegert; M. Birnstiel; H. Burla; P.S. Chen; Ph. Christen; C.D.K. Cook; A. Dübendorfer; P.K. Endress; C.H. Eugster; H.R. Hohl; Th. Honegger; H. Jarchow; H. Jungen; J. Kägi; F. Klötzli; C.U. Kramer; H. Kummer; E. Landolt; I. Mendoza-Heuer; V. Meyer; B. Nievergelt; R. Nöthiger; H.R. Oswald; H.R. Preisig; D. Rast; H. Rieber; O. Rohweder; R. Rutishauser; F. Schanz; J. Schneller; H.H. Storrer; D.C. Turner; K. Urbanska; E. Urmi; H. Wanner; R. Wehner; Ch. Weissmann; V. Ziswiler.

